NOTICE

SUR LES

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. FRÉDÉRIC HOUSSAY

MAÎTRE DE CONFÉRENCES À L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE



PARIS

IMPRIMERIE GÉNÉRALE LAHURE

9, RUE DE FLEURUS, 9

1901

GRADES, TITRES

ET

FONCTIONS UNIVERSITAIRES

1879. — Reçu à l'École normale supérieure et à l'École polytechnique.

1879-1882. — Élève à l'École normale supérieure.
Juillet 1880. Licencié ès sciences mathématiques (calcul différentiel et intégral).
Juillet 1881. Licencié ès sciences physiques.
— 1882. Licencié ès sciences naturelles.
Août 1882. Agrégé des sciences naturelles.

1882-1884. — Agrégé préparateur à l'École normale supérieure.

1884. — Docteur ès sciences naturelles.

1884-1886. — Préparateur au laboratoire de M. de Lacaze-Duthiers à la Sorbonne (en mission).

1886-1888. — Maître de conférences à la Faculté des sciences de Lyon.

1888-1892. — Maître de conférences suppléant à l'École normale supérieure.

1892-1901. — Maître de conférences titulaire à l'École normale supérieure.
Juillet 1888. Officier d'Académie.
— 1895. Officier de l'Instruction publique.
— 1901. Chevalier de la Légion d'honneur.

M. Houssay a fait partie de la mission Dieulafoy en Susiane et en Perse (1884-1886), et a été chargé d'une mission d'étude au laboratoire maritime de Naples par le ministère de l'Instruction publique (1892).

INTRODUCTION

En parcourant la liste des travaux de M. Houssay, on peut d'abord être frappé par une certaine diversité. Si la plupart, en effet, sont des mémoires relatifs à des questions techniques d'anatomie comparée et d'embryologie, on y remarque en même temps des rapports sur ses missions scientifiques, des essais de théories générales et des études sur l'histoire des sciences naturelles. Ces travaux sont cependant reliés par une évidente continuité de pensée.

M. Houssay choisit pour son premier travail un sujet relatif à l'anatomie comparée des mollusques où, malgré les brillantes recherches de Lacaze-Duthiers, tant d'obscurité demeurait encore. Parmi les organes dont les homologies étaient discutées il fixa d'abord son attention sur l'opercule, production cornée ou calcaire qui ferme la coquille des gastéropodes quand ils se retirent dans celle-ci. L'étude précise de cette pièce était d'autant plus importante que seule avec la coquille elle est conservée par la fossilisation. Au reste, des naturalistes éminents, comme Huxley, Löwen, Gray, discutaient sa valeur morphologique. M. Houssay par ses recherches, étendues ensuite à toutes les glandes du pied, proposa une solution qui mit fin aux controverses sur ce sujet.

Accompagnant M. Dieulafoy dans sa mission de Susiane et de Perse, M. Houssay séjourna près de deux ans dans ces contrées, et rendit à cette occasion des services que son chef de mission s'est plu à reconnaître à diverses reprises dans ses rapports officiels.

Tout en collaborant à l'œuvre générale de la mission, M. Houssay ne négligeait pas ses recherches de sciences naturelles. Il rapporta de ce voyage des études sur la circulation des scorpions, sur l'anatomie du solifuge que l'on connaissait à peine, des recherches anatomiques et anthropologiques sur les races humaines de la Perse, des collections de

coquilles du golfe Persique et d'Obock, des données précises sur la géologie de l'Iran.

M. Houssay fut amené, par ces circonstances, à étudier des régions désertiques à faune clairsemée où les actions du milieu sur les êtres vivants sont plus visibles que les actions réciproques des vivants les uns sur les autres, où les idées de Lamarck en un mot sont plus évidentes que celles de Darwin. Il rentra en France convaincu que les études anatomiques ne doivent pas seules absorber l'attention, que même elles risquent d'être stériles si, par une connaissance complète des mœurs et du genre de vie des animaux, on n'est pas en état de rapporter chaque disposition spéciale d'organes à une cause extrinsèque tirée de l'action du milieu. Il revit dans ce but les travaux qui avaient illustré les Réaumur, les Huber, les Fabre et tant d'autres, et, combinant leurs données, y ajoutant ses observations personnelles, mettant le tout en accord avec les modernes théories d'évolution, il en tira un livre intitulé « les Industries des animaux ».

Mais, la connaissance anatomique des organes adultes, et même la recherche d'une harmonie entre les qualités de ces organes et les actions actuelles du milieu ambiant ne suffisent pas pour pénétrer les problèmes biologiques dans leur entière complexité; il faut encore connaître toutes les formes successives qu'un être revêt depuis le simple état d'œuf jusqu'à celui d'adulte.

M. Houssay a consacré pendant douze ans la plus grande partie de son activité à des recherches de ce genre, et s'est livré à l'étude de l'embryologie des vertébrés. Il a publié sur ces questions 16 notes et mémoires dont l'analyse détaillée sera faite au cours de cette notice, mais dont le sens général est le suivant.

Reprenant le problème de la constitution vertébrale du crâne qui avait préoccupé tant d'éminents esprits, sur lequel s'étaient exercés Oken, Gœthe, E. Geoffroy Saint-Hilaire, Owen, Huxley, Gegenbaur, et qu'avaient renouvelé les travaux plus modernes de Balfour, de van Wijhe et de Dohrn, M. Houssay est arrivé à grouper tous les os de la face et du crâne en 10 vertèbres complètes. Tandis que presque tous les auteurs avaient pris pour objets d'étude des embryons de poissons cartilagineux, M. Houssay a choisi l'axolotl. Cet animal du Mexique, maintenant acclimaté dans les

aquariums de nos laboratoires, est un amphibien, c'est-à-dire un vertébré de complication moyenne. De plus son développement est lent : par suite les phénomènes transitoires y ont une certaine durée et peuvent mieux être saisis; enfin, comme la ponte est abondante et se fait sous les yeux mêmes de l'observateur, celui-ci ne manque pas de sujets sériés avec certitude.

De cette façon, avant de grouper les os en vertèbres, et pour le faire avec exactitude, M. Houssay a déterminé dans la tête de l'axolotl 10 ganglions nerveux, 10 fentes branchiales, dont 4 ou 5 persistent chez les poissons ordinaires et chez les amphibiens pérennibranches, et qui toutes s'effacent chez les amphibiens urodèles et anoures ainsi que chez les vertébrés supérieurs : reptiles, oiseaux et mammifères. L'auteur a de plus reconnu 10 segments mésoblastiques, donnant naissance aux masses musculaires et 10 complexes uniformes de vaisseaux sanguins. Une si rigoureuse concordance portant sur des organes si divers a déterminé M. Houssay à considérer la tête des vertébrés comme constituée par 10 segments, d'abord uniformes et indépendants, puis soudés et groupés à nouveau de façons variées.

Mais le corps lui-même, soutenu chez l'adulte par un axe vertébral où des pièces semblables se juxtaposent, innervé par des racines nerveuses rythmiquement répétées, n'a-t-il pas aussi porté une métamérie aujourd'hui effacée? Les études antérieures en donnent l'assurance pour les ébauches des masses musculaires et du rein secondaire. M. Houssay poursuit la métamérie soupçonnée dans les ébauches rénales primitives, dans les vaisseaux sanguins et jusque dans le tube digestif. Ce dernier appareil paraît chez l'adulte y échapper le plus, et cependant l'auteur a retrouvé des diverticules répétant jusqu'à l'extrémité du corps, quoique dans une mesure plus faible, la disposition qui dans la tête fournit les fentes branchiales. Donc, le corps du vertébré est à un certain moment formé de parties identiques qui se répètent : il ressemble alors au corps d'un animal annelé.

Ayant ainsi abordé les problèmes naturels de diverses manières, et réfléchissant à ce que chacune de celles-ci avait de caractéristique, M. Houssay fut conduit à tenter de construire une synthèse répartissant et groupant par les qualités de leur méthode toutes les études zoologiques. Si la théorie

de l'évolution est fondée, l'histoire des formes animales et de leurs variations est celle d'un mouvement : c'est une mécanique. Donc, quoi que les hommes aient pu faire, ils ont dû, consciemment ou non, l'étudier comme une statique, comme une cinématique ou comme une dynamique. La statique considère les qualités des vivants ainsi que des objets immobiles en un équilibre stable et indéfini : c'est la méthode d'Aristote et de Cuvier. La cinématique traite les qualités des vivants comme des objets changeants ou mobiles, dont elle tâche de sérier les positions en des ensembles continus, sans d'ailleurs pouvoir atteindre la cause du mouvement et de ses lois : c'est la méthode inaugurée par E. Geoffroy Saint-Hilaire et qui s'applique aux études d'anatomie comparée, d'embryologie et de paléontologie moderne. La dynamique enfin recherche dans le monde extérieur la cause du mouvement des formes et l'explication de ses lois : c'est la méthode de Lamarck et des morphologistes expérimentaux.

En un volume, « La Forme et la Vie », M. Houssay développe cette conception nouvelle et classe d'après elle tous les phénomènes et toutes les théories, y compris les siennes propres. Dans les quelque mille pages du livre sont réparties 782 figures, la plupart originales, et d'après cela déjà l'on peut dire que c'est avant tout un travail technique et précis. L'auteur fait de plus ressortir que les efforts des modernes doivent bien moins tendre à renverser les œuvres anciennes qu'à grouper auprès d'elles des documents nouveaux en un ensemble plus vaste, auquel collaborent tous les esprits de tous les temps et de tous les pays. En dehors des questions générales ainsi envisagées, on peut signaler dans ce livre plusieurs chapitres tout à fait nouveaux; ceux qui montrent la morphogénie comme entièrement dominée par le double phénomène du plissement de surface et de la métamorphose, ceux qui traitent l'anatomie comparée du système nerveux, la tête et la céphalisation, la réduction à des effets osmotiques des figures observées dans la division cellulaire et la fécondation, les rapports des formes animales avec les modes de locomotion et suivant la position réciproque des organes propulseurs et directeurs, la signification des formes larvaires, etc.

On comprend que, pour réaliser l'ensemble des recherches qui viennent d'être résumées, M. Houssay ait dû étudier et comparer entre elles toutes les théories biologiques, même les plus anciennes. Il en a conclu que les

conceptions générales sur la vie se réduisent à un petit nombre de thèmes, se reproduisent aux diverses époques, englobent toutefois des faits de plus en plus pénétrants, et diffèrent surtout par les erreurs qu'elles laissent néanmoins persister.

Les erreurs ainsi constatées établissent au surplus cette vérité que l'humanité progresse moins par ses théories générales que par une connaissance plus approfondie et plus précise des phénomènes. Aussi M. Houssay ne s'est-il jamais laissé absorber par des études purement théoriques et continue-t-il à observer et expérimenter. Ses recherches actuelles sur la variation des organes avec le mode d'alimentation lui donnent d'intéressants résultats; mais, comme ils ne sont pas encore publiés, il ne peut en faire état pour cette notice.

ZOOLOGIE

ANATOMIE COMPARÉE ET EMBRYOLOGIE

OPERCULE ET GLANDES DU PIED DES GASTÉROPODES

1. Note sur la structure de l'opercule chez les gastéropodes (*C. R. Ac. Sc.*, 1884).
2. Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des gastéropodes (*Arch. de Zool. expér. et génér.*, 1884).

Les travaux analysés sous ce titre ont été présentés comme thèse de doctorat. Nous allons brièvement en indiquer le sens.

L'opercule a été étudié à divers points de vue. Quelle que soit sa forme : spiré, à nucléus marginal ou central, quelle que soit la substance dont il est formé, calcaire ou chitine, un opercule est toujours composé des mêmes couches produites par des parties localisées de l'épithélium du pied.

Ce sont les différences dans l'importance relative des diverses couches formatrices qui constituent la différence entre les opercules.

Pour des raisons d'anatomie comparée, l'opercule ne peut être homologue ni à la seconde valve d'une coquille d'acéphale, ni, comme on l'a également proposé, au byssus de certains acéphales.

Cette seconde homologie était plus difficile à rejeter ; elle séduisait par ce que les productions mises en parallèle, formées l'une et l'autre par le pied, pouvant être l'une ou l'autre soit cornée, soit calcaire, semblaient bien se correspondre.

J'ai montré que le byssus, étant la sécrétion d'une glande profonde, ne peut équivaloir à l'opercule, production épithéliale. De plus, la glande

à byssus et l'épithélium producteur d'opercule ne sont pas dans la même région du pied : la première est en avant des muscles rétracteurs du pied homologues du muscle columellaire des gastéropodes, et l'épithélium operculigère est en arrière de ce même muscle.

Enfin, pour conclure, la glande à byssus des acéphales trouve dans le pied des gastéropodes un homologue d'autre sorte. Il s'agit des *glandes pédieuses*, dont j'ai été amené à faire une étude assez complète, afin de préciser l'homologie que je proposais.

Cette homologie, aujourd'hui complètement admise, a même été utilisée par Eisig dans sa belle monographie des capitellidés, pour faire voir un rapport de plus entre les mollusques et les annélides.

Les recherches qui m'ont conduit aux conclusions précédentes ont été rassemblées en un mémoire de 118 pages, accompagné de 8 planches.

L'opercule des gastéropodes est une production de grande importance anatomique. Il apparaît en effet de très bonne heure chez l'embryon et un certain nombre de types qui en sont dépourvus à l'état adulte en possèdent pendant la période embryonnaire et pendant le jeune âge. Ces considérations, jointes à la diversité d'opinions qui régnait alors parmi les auteurs sur les homologies de cette pièce et à l'ignorance où l'on était aussi de sa structure et de sa formation, légitimaient une étude approfondie.

Je réduisis d'abord à un seul les trois types : spiré, à nucléus marginal, à nucléus central par l'étude des espèces suivantes :

1° Opercules spirés : *Littorina littoralis*, *Cerithium vulgatum*, *Turbo argyrostomus*, *Cyclostoma elegans*, *Trochus cinerarius*, *Neritina fluviatilis*, *Natica ampullaria;*

2° Opercules à nucléus non central : *Purpura lapillus*, *Purpura hæmastoma*, *Concholepas peruvianus*, *Pisania maculosa*, *Buccinum undatum*, *Triton nodiferus*, *Triton cutaceus*, *Murex brandaris*, *Murex inflatus;*

3° Opercules à nucléus central : *Paludina vivipara*, *Ampullaria polita*, *Bythinia tentaculata;*

4° Opercules fixés : *Capulus*, *Hipponyx*, *Calyptræa*.

Dans tous les cas on trouve deux *couches fondamentales* de chitine ou de calcaire : l'une, produite à la partie postérieure du pied, sur l'épithélium qui recouvre le muscle columellaire, par des cellules différenciées sur la

surface libre ou enfermées dans un sillon; l'autre, déposée par-dessus la première, au bord externe de l'opercule, dans la région où celui-ci n'est pas fixé et pour le renforcer.

Parmi les opercules, de quelque type que ce soit, il peut s'en trouver qui possèdent une troisième couche déposée entre les deux premières. Comme elle n'existe pas toujours, je l'ai nommée *adventive*. Elle est formée de plusieurs strates ou d'un seul et produite par des cellules chitinogènes épithéliales, disposées de façon à dessiner des lignes sur la surface par laquelle s'attache le muscle columellaire sur l'opercule.

Pour repousser l'homologie de l'opercule avec le byssus des acéphales, opinion qui avait pour elle l'appui de Löwen et d'Huxley, j'ai dû serrer la question d'assez près et prouver que le byssus des acéphales avait autre part son homologue chez les gastéropodes; pour cela j'ai été amené à étudier les glandes du pied, que j'ai divisées en deux catégories :

1° Glandes suprapédieuses : *Succinea putris*, *Oncidium celticum*, *Helix nemoralis*, *Helix aspersa*, *Vermetus triqueter*, *Cyclostoma elegans*.

2° Glandes pédieuses : *Conus mediterraneus*, *Chenopus pespelicani*, *Nassa reticulata*, *Pyrula tuba*, *Trivia europæa*, *Purpura lapillus*, *Pomatias obscurum*, *Bythinia tentaculata*, *Bythinia impura*.

Les glandes de cette dernière catégorie sont les homologues précis de la glande byssogène, et il faut y faire rentrer, comme l'avait déjà soupçonné Gray, les flotteurs auxquels suspendent leurs œufs les *Janthines* et les *Macgillivragia*, ainsi que les fils suspenseurs des *Pomatias*, *Litiopes*, *Planaxis*, etc.

SYSTÈME ARTÉRIEL DES SCORPIONS

3. Note sur le système artériel des scorpions (*C. R. Ac. Sc.*, 1886).
4. Sur la prétendue artère spinale des scorpions et sur l'organe glandulaire annexe (*C. R. Ac. Sc.*, 1887).

Sur de gros scorpions recueillis et étudiés en Susiane (*Buthus palmatus* et *Androctonus bicolor*), j'ai pu constater que le vaisseau annulaire, connu autour de la masse nerveuse céphalothoracique et duquel partent les artères

des pattes, est non pas un vaisseau mais une lacune périnervienne. De même aussi le long de la chaîne ventrale existe une lacune périnervienne dont la partie la plus volumineuse, située à la face dorsale du système nerveux, a été décrite comme artère spinale. Sur la face ventrale, la lacune se montre parfois assez nettement pour que Newport ait indiqué que l'artère récurrente passait parfois sur la face ventrale du système nerveux.

L'existence de cette lacune périnervienne, à régions plus visibles et nommées artères, établit un rapport entre les scorpions, les myriapodes et aussi les limules.

Sur nos scorpions du Roussillon (*Scorpio occitanus*) j'ai reconnu, en pratiquant des coupes transversales sur une chaîne nerveuse encore garnie de ses enveloppes, et après une injection préalable, que la disposition en question est générale. On trouve l'injection répandue entre le système nerveux et sa gaine mésenchymateuse, mais plus spécialement condensée cependant sur les lignes médianes ventrale et dorsale de la chaîne nerveuse.

Sur la face ventrale de la chaîne nerveuse existe un appareil glandulaire sur lequel nous avons le premier appelé l'attention en le nommant glande *prénervienne*; le liquide injecté par le cœur passe de la gaine nerveuse dans la trame de cette glande et s'y répand en rigoles irrégulières. Un aspect de cette sorte caractérise une glande vasculaire sanguine sans conduits excréteurs. Récemment Kowalewsky a reconnu le rôle phagocytaire de ses éléments, dont Cuénot également a fait une étude intéressante.

COQUILLES DU GOLFE PERSIQUE

20. Liste des coquilles recueillies, par M. F. Houssay, dans le golfe Persique (P. Fischer, *Journal de Conchyliologie*, 1891).

Nous croyons pouvoir mettre dans la liste de nos travaux cet article, comme une collaboration résultant de ce que nous avons recueilli et rapporté les matériaux dont P. Fischer a fait l'étude avec sa compétence spéciale

bien connue. Au reste pour l'analyser nous citerons des extraits mêmes de P. Fischer.

« M. F. Houssay m'a confié une petite collection de coquilles ramassées sur la plage calcaire de Bender Bouchir, ville de Perse située sur le rivage oriental du golfe Persique.

« J'ai pensé qu'il était intéressant de donner la liste de ces espèces, le golfe Persique étant encore très peu connu des naturalistes au point de vue de sa faune conchyliologique.

« Sur 35 espèces du golfe Persique rapportées par M. F. Houssay, 15 y avaient été déjà indiquées par A. Issel et E. von Martens. Les 14 formes suivantes ont été trouvées pour la première fois dans le golfe Persique : *Cerithium adenense*, *Cerithium clypeomorus*, *Potamides fluviatilis*, *Turritella spectrum*, *Trochus erythræus*, *Mytilus variabilis*, *Meleagrina plebeia*, *Arca tortuosa*, *Arca divaricata*, *Arca venusta*, *Area decussata*, *Meretrix arabiea*, *Dosinia hepatica*, *Mactra olorina*. Enfin 4 espèces sont voisines d'autres coquilles, mais sans qu'on puisse conclure à leur identité.

LES INDUSTRIES DES ANIMAUX

15. Les industries des animaux. 1 vol. in-12. Paris, J.-B. Baillière, 1889.
29. Industries of animals. Édition anglaise revue et augmentée. London, Walter Scott, 1895.
46. Thierstaals Arbeiter. Édition allemande. 1 vol. in-12, 350 pages. Leipzig, Hermann Seemann, 1901.

Ce livre a été entrepris pour mettre en accord les théories de l'évolution avec les plus significatifs phénomènes d'intelligence ou d'instinct connus chez les animaux. L'auteur s'est proposé surtout, à l'occasion des faits les plus surprenants, les plus rares, et pour tout dire les moins compréhensibles, de rechercher par quels intermédiaires on les peut relier insensiblement à des actions plus ordinaires, plus fréquentes, qui pour cette raison étonnent moins et semblent plus faciles à comprendre.

Il faut bien le reconnaître, le problème de l'intelligence et de la

réflexion demeure entier, qu'on le limite à l'homme seul ou qu'on le recule d'animal en animal jusqu'aux dernières traces de sensibilité où l'on n'aperçoit pour ainsi dire plus que des phénomènes physiques. C'est toutefois une intéressante tentative de montrer l'étendue de la question quand bien même on ne prétend pas la résoudre.

Après une revue sommaire des principales industries humaines, l'auteur s'applique à les retrouver chez les animaux et à les montrer comme survenant insensiblement par de légères modifications à des actions fort simples.

Les animaux en effet transforment la recherche de la proie en un véritable art cynégétique. Ils chassent à l'affût, à l'affût amorcé, au gîte ou au terrier, à courre avec relais. Les chasseurs aussi se rassemblent en bandes plus nombreuses et deviennent alors des brigands ou des guerriers. Les fourmis donnent de classiques exemples pour ce passage de l'incohérent au coordonné. La défense se transforme jusqu'à la triomphante résistance en commun des animaux sociables et jusqu'à l'art de préposer des sentinelles à la garde commune.

Comme l'homme, les animaux font dans les périodes d'abondance des provisions d'aliments pour les temps de disette, les uns pour peu de temps, les autres pour une longue durée. Ces derniers alors aménagent des greniers, soignent leurs récoltes et certains même, comme les fourmis agricoles (*Pogonomyrmex*), les préparent de loin et se livrent à de véritables cultures. De ces pratiques à la conservation d'animaux vivants, à la domestication et à l'esclavage il n'y a qu'un pas, et il est franchi.

Le chapitre des habitations traite successivement de l'habitation creusée, de l'habitation tissée et de l'habitation bâtie, qui sont aussi les trois modes que l'homme a successivement parcourus dans ses progrès.

La conclusion de ces études, incessamment nourries de faits précis puisés aux sources les plus sûres, et authentiquement documentés, est que nous voyons dispersées dans le règne animal les industries fondamentales des hommes.

RELATIONS DES PLANTES ET DES INSECTES

31. Observations sur la fécondation du *Vincetoxicum officinale* par les insectes (en collaboration avec M. Giard). *Bullet. des séances de la Société entomologique de France*, 1893.

M. Giard a résumé de la façon suivante ce travail.

« H. Müller, qui a étudié dans les Alpes la fécondation du *Vincetoxicum officinale*, distingue trois catégories de visites faites par les insectes à cette Asclépiadée, savoir : 1° les visites utiles à la plante mais inutiles à l'insecte; 2° les visites inutiles ou même nuisibles à la plante mais utiles à l'insecte; 3° les visites inutiles pour la plante comme pour l'insecte. MM. Giard et Houssay ont observé également aux environs de Paris les trois catégories de visites, mais ils ont constaté en outre qu'il y avait des visites nuisibles à la fois pour la plante et pour l'insecte. Ainsi, certains *Empis*, des *Phthiria*, des Mycétophilides, des *Siphona* et des Microlépidoptères restent souvent fixés par les rétinacles et meurent victimes de leur gourmandise après avoir, dans leurs efforts, détérioré la fleur qui se fane avant d'avoir pu être fécondée. Parfois cette action nocive est contrariée par des araignées, qui, entendant le bruissement des insectes, s'emparent des captifs et préservent la fleur pour une fécondation ultérieure. D'autres fois les insectes parviennent à s'échapper et emportent sur leurs trompes rétinacles et pollinides, ce qui leur permet de devenir les agents de la fécondation d'une autre fleur. MM. Giard et Houssay ont reconnu toutefois que la fécondation est opérée le plus souvent, comme l'a indiqué Müller, par des Muscides de plus forte taille, mais que, contrairement à ce que supposait ce naturaliste, les Muscides tirent un certain profit de leur visite. En raison de l'action des insectes, le *Vincetoxicum officinale* ne porte qu'un très petit nombre de fruits. MM. Giard et Houssay n'en ont compté que 5 sur 53 pieds observés dans la forêt de Compiègne. »

CONSTITUTION VERTÉBRALE DU CRÂNE
CONSTITUTION MÉTAMÉRIQUE DE LA TÊTE ET DU CORPS
CHEZ LES VERTÉBRÉS

12. Études d'embryologie sur l'axolotl (*C. R. Ac. Sc.*, 1889).
14. Sur la métamérie de la tête chez l'axolotl (*C. R. Soc. Biol.*, 1889).
15. Études d'embryologie sur les vertébrés :
    - I. Mécanique de la segmentation, gastrula, mésoblaste et corde dorsale.
    - II. Origine et développement du système nerveux périphérique.
    - III. Morphologie de la tête (*Arch. de zool. expérimentale et générale*, 1890).

16. Ordre d'apparition des fentes branchiales chez l'axolotl. Fente branchiale auditive (*C. R. Soc. Biol.*, 1890).
17. Études d'embryologie sur les vertébrés :
    - IV. Les fentes branchiales auditive, hyomandibulaire, spiraculaire et les somites mésoblastiques qui leur correspondent chez l'axolotl (*Bull. scientif. de la France et de la Belgique*, 1891).

21. La métamérie de l'endoderme et du système vasculaire primitif dans la région post-branchiale du corps des vertébrés (*C. R. Ac. Sc.*, 1891).
24. Sur la circulation embryonnaire dans la tête chez l'axolotl (*C. R. Ac. Sc.*, 1892).
27. Développement et morphologie du parablaste et de l'appareil circulatoire (*Arch. zool. expér. et génér.*, 1893).
32. Quelques mots sur le développement du système circulatoire des vertébrés (*Anatomischer Anzeiger*, 1894).
43. La forme et la vie Essai de la méthode mécanique en zoologie. 1 vol. in-8°, 924 pages et 782 figures dans le texte. Paris, Schleicher frères, 1900.

I. Positions successives de la question.

Fortement saisi dès le début de mes études par l'ampleur des conceptions de Gœthe et par la beauté de ses vues morphologiques sur la nature de la fleur et sur la structure vertébrale du crâne, je m'étais promis de reprendre la seconde de ces questions aussitôt que je serais capable de l'affronter. L'idée de Gœthe venait justement de sombrer sous les critiques

d'Huxley et de Gegenbaur et je ne pouvais me résoudre à regarder cet effondrement comme définitif.

Depuis un siècle cette question a traversé trois phases successives. Oken, Duméril, de Blainville, mais surtout E. Geoffroy Saint-Hilaire et Gœthe énoncent d'une façon nette et circonstanciée que le crâne doit être composé de vertèbres, puisqu'il enveloppe le cerveau, prolongement de la moelle épinière, comme les vertèbres enveloppent celle-ci. Gœthe détermine les os pour les grouper en les quatre vertèbres crâniennes qu'il croit reconnaître ; Richard Owen donne à la théorie une structure précise et répartit les os de la face en apophyses, côtes, etc... dépendantes des quatre vertèbres supposées.

Toutes ces homologies sont fausses, la cause est entendue. Mais l'idée qui les domine doit-elle aussi être atteinte ou peut-elle persister quand même pour grouper de nouveaux faits ? — Dans ce dernier cas la controverse aurait seulement prouvé la vanité des homologies faites sur les seuls adultes et montré la nécessité de l'embryologie pour édifier l'anatomie comparée. C'est bien justement cela qui a été établi par la suite.

Les critiques d'Huxley et de Gegenbaur eurent le tort de porter à la fois sur l'exactitude des faits et sur le point fondamental de la doctrine. — Ces critiques, du reste, sont d'inégale valeur et nous ne retenons que les plus pénétrantes.

La nature vertébrale du crâne serait plus difficile à mettre en évidence chez les vertébrés inférieurs (poissons) que chez les plus élevés (mammifères), ce qui est inadmissible. — La critique, valable si l'on tient pour exact le nombre de quatre segments, devient nulle si l'on reconnaît ce nombre pour trop faible et devant être porté à dix. Elle atteint la numération des segments, non la nature segmentaire elle-même ; elle détruit le fait, respecte l'idée.

Gœthe et Owen ont mis ensemble, pour former leurs vertèbres crâniennes, des pièces de nature différente ; les unes ossifiées dans les cartilages profonds, les autres beaucoup plus superficielles. Et quand cela serait, il peut demeurer vrai que la partie fondamentale du crâne, sa charpente, soit vertébrale, tout en admettant comme complément de fermeture des plaques ossifiées ayant la même nature que les écailles.

La plus redoutable objection était la suivante. Tout le long du tronc, les

vertèbres entourent la corde dorsale ; c'est cet axe embryonnaire *qui forme le corps même des vertèbres* : or, cette corde *n'existant pas* dans la région antérieure à l'hypophyse, tout ce qui est ossifié en avant de ce point ne peut être vertébral.

La critique était radicale, paraissait péremptoire, et, si les faits invoqués étaient exacts, il fallait admettre que le crâne était divisible en deux portions, l'une précordale, l'autre cordale : la seconde pouvant être de nature vertébrale, l'autre non ; et comme la bouche est un repère qui coïncide avec l'arrêt de la corde en avant, on disait aussi tête *préorale*, tète *postorale*. Nous voici amenés à scruter des faits.

J'ai cru montrer que la corde dorsale existe parfaitement en avant de l'hypophyse, ce qui concorde avec plusieurs observations d'Albrecht, énergiquement affirmées, et avec une donnée de van Wijhe, que d'ailleurs il n'interprète pas ainsi. La plus puissante critique de Gegenbaur tombe donc du coup sous un fait.

Elle tomberait encore pour une autre raison. Car, après tout, la présence de la corde dorsale est nécessaire s'il est vrai qu'elle forme le corps de la vertèbre ; sinon, non. — Or, en étudiant le développement du système vasculaire, j'ai montré que la subnotocorde, organe découvert par Götte et qui était resté assez peu remarqué, offre, dans la série du parablaste qui donne les vaisseaux sanguins, les mêmes rapports que la corde dans la série du mésoblaste, duquel doit provenir le squelette par l'intermédiaire du mésenchyme. Personne n'a jamais eu l'idée de dire que la subnotocorde produit les deux aortes embryonnaires, qui, peu à peu rapprochées sur la ligne médiane et soudées en un seul vaisseau, étouffent la subnotocorde et la font régresser. Pourquoi dire alors que la corde produit le squelette, puisque celui-ci, développé par différenciation du mésenchyme (Hertwig, van Wijhe, Froriep, etc.), gagne vers la corde qui déjà régresse, l'enserre, la respecte encore plus ou moins chez les vertébrés inférieurs, mais chez les plus élevés l'élimine et prend sa place ? — Le squelette se substitue à la corde, n'est pas produit par elle. Pour qu'il y ait squelette il faut qu'il y ait mésenchyme, pour qu'il y ait mésenchyme il faut qu'il y ait segment de mésoblaste, et cela suffit. — Donc, si en avant de l'hypophyse nous trouvons un segment de mésoblaste, même sans qu'il y ait corde dorsale, il peut

y avoir vertèbre; et la critique fondamentale de Gegenbaur tombe quand même.

Le terrain est déblayé : cela veut dire, aucun fait irrésistible ne s'oppose plus à l'idée de Gœthe en ce qu'elle a d'essentiel. Elle va servir d'hypothèse de recherche, et même la question est prête à singulièrement s'élargir.

La colonne vertébrale n'est pas la seule partie du corps qui chez les vertébrés soit formée de parties semblables mises bout à bout. Les racines nerveuses se répètent aussi rythmiquement; même, chez les poissons, le système musculaire ne se débite-t-il pas en tranches transversales qui correspondent à l'intervalle entre deux vertèbres? — Le système musculaire des poissons est divisible en tranches ou *métamérique*, celui des vertébrés supérieurs ne *l'est pas*; mais ne serait-ce pas à dire qu'il ne *l'est plus*? qu'il a perdu, par la spécialisation des organes résultant de la marche à terre ou du vol, une qualité fondamentale et qui était dans son *plan premier*? L'embryologie nous renseignera sur cela et par l'affirmative.

Cette notion de la métamérie qui peut se perdre en passant d'un animal à un autre n'est-elle pas applicable aux régions d'un même animal? et pour peu qu'un appareil présente une disposition métamérique dans une de ses sections, ne faut-il pas se demander si primitivement, chez des ancêtres disparus sans qu'il en reste trace, ledit appareil n'avait pas tout le long du corps une disposition métamérique?

Exemple : les fentes branchiales n'existent pas chez les mammifères, oiseaux et reptiles adultes; déjà chez tous les jeunes batraciens et chez plusieurs adultes il y en a 3 ou 4, chez les poissons osseux 5, chez les sélaciens 5, 6 ou 7, chez les cyclostomes 7, et bien plus encore chez l'amphioxus. Dans le plan primitif du vertébré, rapidement modifié par ses habitudes de vie, n'y en avait-il pas plus encore? n'y en avait-il pas tout le long du corps? plus petites d'ailleurs en même temps que plus nombreuses?

De même la partie antérieure du système aortique est formée d'une seule crosse chez les mammifères et les oiseaux, d'une paire chez les reptiles supérieurs, de 2 paires chez les reptiles inférieurs, de 4 ou 5 paires dites arcs aortiques chez les poissons osseux, de 7 paires, s'il

y a 7 poches branchiales. Le système sanguin a donc une métamérie partielle; n'a-t-il pas eu une métamérie totale?

Il n'est pas un seul système d'organes chez les vertébrés qui ne montre au moins en l'une des sections du corps une métamérie partielle, donc pas un pour lequel la question ne doive être posée de savoir s'il n'a pas été combiné d'abord pour une métamérie totale.

Il s'agit là d'un phénomène essentiel, déjà remarqué, dont l'importance a déjà été saisie, mais dont il s'agit de pousser l'étude à fond. C'est en s'appliquant à comprendre sa signification que l'on peut arriver à connaître comment le vertébré a pris la forme qu'il a, non une autre; c'est la clef de la morphogénie.

Et si la méthode est valable pour les vertébrés, ne le sera-t-elle pas aussi pour d'autres types de forme?

Après avoir indiqué cette direction générale de mes études, je vais m'efforcer de montrer la complexité des problèmes soulevés à chaque pas et qu'il faut résoudre un à un à mesure, sous peine de laisser les théories d'ensemble indéterminées et vagues, c'est-à-dire sans valeur.

Je me suis toujours expressément attaché à reconnaître ce qui était dû à mes devanciers, ou à ceux qui travaillaient en même temps que moi ces sujets. Il me suffira de rappeler ici les noms de Balfour, de Marshall, de van Wijhe, de Beard, de Froriep, de Dohrn surtout, qui pendant plus de vingt-cinq ans s'y est appliqué. Tous, sauf Marshall, ont pris pour objet de recherches les sélaciens; j'ai préféré l'axolotl pour diverses raisons, et le choix d'un seul type ne porte aucune atteinte à la généralité des résultats, ainsi que la plus légère érudition suffit à le constater.

II. Définitions de la tête.

Par suite de la faible valeur reconnue au squelette pour la morphologie générale, en raison de son apparition tardive chez l'embryon, de son manque de constance dans le groupe des vertébrés, la théorie vertébrale du crâne s'est transformée en théorie métamérique de la tête, et l'on ne cherche plus seulement des vertèbres composantes, mais on essaie de

compter les métamères ou segments par les éléments musculaires, nerveux, sanguins et branchiaux.

A moins de supposer le problème résolu et de tenir le crâne pour différent des vertèbres et le cerveau pour différent de la moelle, ce que justement nous cherchons à savoir, il est impossible de définir la tête.

Nous rejetons sans discuter la définition physiologique suivante : « C'est la partie du corps qui porte les organes des sens », puisque sur le corps sont répartis le sens du toucher et, chez les poissons, celui de la ligne latérale.

Dirons-nous simplement : c'est la région antérieure du corps? Soit. Où fixer la limite postérieure de cette région?

A la première branchie? Alors il n'y a aucune différence fondamentale (et chez les vertébrés supérieurs il n'y en a point du tout) entre la terminaison de la tête et le commencement du tronc.

A la dernière branchie? Le nombre de ces organes étant variable chez les divers vertébrés, la tête sera plus ou moins étendue en arrière suivant le cas. Le mot n'aura donc qu'un sens tout approximatif.

Admettant dès maintenant la notion de métamérie, nous pouvons dire : si la *quantité* des métamères qui constituent la tête est indéterminée, du moins leur *qualité* l'est-elle? Nous allons montrer, pour répondre à cette question :

1° Que tous les éléments composants des métamères diffèrent par quelque propriété entre la tête et le tronc;

2° Que toutes ces différences de propriétés tiennent à la présence des fentes branchiales;

3° Enfin, que les fentes branchiales ne constituent pas un *caractère* fondamental, que par suite le mot de « tête » ne représente que diverses adaptations actuelles et qu'il n'est point à retenir dans la notion du vertébré primitif, homonome et sans régions distinctes.

III. Progression de la métamérie dans la tête. Dénombrement des segments.

J'ai démontré l'identité du rythme de la segmentation dans la tête pour tous les éléments suivants : système nerveux central et périphérique, évaginations branchiales, masses musculaires primitives ou myotomes et troncs primitifs du système circulatoire. Le métamère est donc une entité bien réelle et bien établie en fait.

Et maintenant, pour en faire le compte, il convient d'observer que leur nombre est variable aux divers moments de l'évolution d'un être : 1° parce qu'ils apparaissent non pas simultanément, mais successivement ; 2° parce que quelques-uns disparaissent partiellement ou complètement dans certaines régions, en raison des rôles spéciaux que prennent ces régions.

Je suis arrivé à établir pour l'ordre d'apparition des métamères de la tête le tableau suivant :

I.	1.	1.
II.	2.	2.
III.	11.	3′.
IV.	10.	2′.
V.	6.	1′.
VI.	3.	1″
VII.	4.	2″
VIII.	5.	3″
IX.	7.	4″
X.	8.	5″
1er du tronc.	9.	6″

La première colonne indique la place des segments, la deuxième colonne donne les numéros d'ordre d'apparition dans le temps de ces divers segments : elle ne révèle aucune loi simple ; la troisième colonne distribue les nombres en trois séries, faites chacune d'une section prise dans la précédente colonne et choisie de façon que les nombres croissent ou décroissent sans discontinuité. Nous apprenons ainsi qu'il y a deux centres où se forment les métamères nouveaux : l'un au niveau de la bouche qui produit des segments dans les deux sens, l'autre derrière la région branchiale qui donne des segments en avant seulement.

Ce résultat très important révèle une similitude dans la progression de la métamérie entre les vertébrés et les annélides, sans d'ailleurs que cette similitude doive impliquer descendance.

L'hétérochronie des segments montre d'abord qu'il faut se garder de refuser *a priori* la valeur segmentaire à des éléments tels que, par exemple, les racines nerveuses, sous le seul prétexte qu'ils apparaissent tardivement : et j'avais à ce propos réclamé des preuves plus formelles que les arguments classiques pour ranger hors des racines nerveuses dorsales le moteur oculaire externe, le moteur oculaire commun et le pathétique. Dohrn, depuis, a fourni la preuve pour deux de ces nerfs.

Il résulte aussi de là qu'il ne s'agit pas de compter les métamères à un moment quelconque de l'évolution embryonnaire, à plus forte raison qu'il ne suffit pas de les compter sur l'adulte, à supposer que cela soit possible; mais qu'il faut compter tout ce qui apparaît, jusqu'au moment où il n'apparaît plus rien et où il ne se produit plus que des phénomènes de différenciation, puis tenir compte dans le total de ce qui a pu régresser pendant la suite de l'évolution ontogénique.

IV. Les fentes branchiales.

J'ai dit que les fentes branchiales constituent le véritable caractère de la tête *actuelle*; car dans le plan primitif du vertébré la tête n'est pas prévue, ou, pour m'expliquer mieux, elle y est une *possibilité* dont les circonstances extérieures à l'animal peuvent seules faire une *réalité*. Je reviendrai plus loin sur la seconde de ces propositions, et, quant à la première, elle sera prouvée à mesure. Tenons-nous d'abord à ceci : qu'est-ce qu'une fente branchiale? Combien y en a-t-il?

Une fente branchiale commence toujours par être une poche branchiale; la paroi de l'intestin, après avoir fourni le mésoblaste, puis le parablaste, subit dans la région antérieure du corps une série de replis transversaux. Ceux-ci s'avancent vers l'extérieur, chacun entre deux myotomes, et finissent par venir toucher la peau le long d'une ligne qui se renfle, formant ainsi un bourrelet le long duquel l'évagination endodermique première prend contact avec l'extérieur; plus tard, sur ce contact s'ouvre une

fente qui conduit de l'intérieur du pharynx au dehors. Donc trois étapes : évagination endodermique, bourrelet ectodermique, ouverture.

Si maintenant nous voyons la paroi du tube digestif, l'endoderme définitif, donner un diverticule latéral qui s'enfonce entre deux myotomes, vient vers l'épiblaste, le touche, *mais ne s'ouvre pas*, nous dirons : voilà une fente branchiale qui a débuté, qui a été presque à terme et n'a pas abouti. Que signifie cet effort perdu ?

Si maintenant il arrive qu'une évagination de l'endoderme commence à se glisser entre deux myotomes, puis n'arrive pas même à l'ectoderme, le cas précédent nous prépare à dire encore : c'était une fente branchiale qui devait se faire là, son développement *typique* n'est plus possible aujourd'hui. Et, si la position *spéciale* du lieu où cet avortement se produit nous indique un motif spécial pour l'impossibilité actuelle d'une fente branchiale, nous serons plus encore confirmés dans notre idée.

Donc il y a des branchies qui ont existé autrefois et n'existent plus aujourd'hui; une circonstance ou une autre les empêche de se manifester chez l'adulte. Au surplus, qu'y a-t-il là de surprenant, puisque chez les vertébrés adultes le nombre de ces organes varie de 0 chez les mammifères à 7 chez les cyclostomes, pour devenir très grand chez l'amphioxus?

Parmi les branchies qui disparaissent ainsi au cours de l'évolution chez tous les vertébrés crâniotes actuels, et qui rappellent un stade que l'on pourrait appeler *prévertébré*, il y en a quelques-unes qui ont spécialement fixé mon attention. Ce sont celles indiquées en italiques dans la liste ci-dessous, qui comprend toutes les branchies : *nez*, *cristallo-hypophysaire*, *bouche*, hyomandibulaire, hyoïde, *oreille*, première, deuxième, troisième, quatrième branchies vraies.

A la place du nez ou de la fossette qui le représente il y a place pour une branchie, mais comme cette place est indiquée surtout par le système nerveux, je n'y insiste pas ici.

La branchie que j'ai appelée *cristallo-hypophysaire* a disparu pour faire place à l'œil. Il a semblé paradoxal à beaucoup de morphologistes qu'un organe aussi important, on pourrait dire aussi essentiel, que l'œil ne fût pas à une place spécialement disposée pour lui. En vérité il n'est pas à sa place première, il est à une place seconde à laquelle il s'est adapté.

Il est classique que les yeux des vertébrés se développent comme des

évaginations latérales du tube nerveux encéphalique. Ces évaginations, dont l'extrémité se creuse en coupe, s'avancent vers la peau. Le creux de la coupe, qui sera la rétine, se moule sur une saillie intérieure de l'ectoderme, et celle-ci deviendra le cristallin. Mais juste à la place vers laquelle s'avance l'œil, et avant qu'il n'y arrive, une évagination du pharynx passant entre deux myotomes s'approchait de l'ectoderme, un épaississement de celui-ci indiquait le prochain contact. Il y avait donc fente branchiale en préparation. L'œil arrête le développement ultérieur de cette poche, l'environne en arrivant par la partie supérieure, la respecte quelque temps, d'où arrêt de croissance pour la sphère oculaire sur un de ses méridiens, et formation de la *fente choroïdienne* dont la présence défie toute autre explication. La poche qui se préparait à devenir branchiale finit par régresser tout à fait, la partie que l'œil a définitivement enclose y formera le *peigne*, également tout à fait inexplicable sans cela. La partie qui reste hors de l'œil et qui tient encore au pharynx se sépare de celui-ci, subit une dégénérescence glandulaire (*glande pituitaire*) et, finalement refoulée sous l'infundibulum du cerveau, elle constitue là l'*hypophyse*.

Le fait que nous avons trouvé démontre une hypothèse à laquelle Dohrn est arrivé par une autre voie. Le cristallin d'ailleurs n'est qu'une hypertrophie de l'ancien contact de la branchie avec l'extérieur.

Pourquoi maintenant l'œil est-il venu se substituer à un autre organe? Je n'ai pas à le dire ici, puisque pour remonter plus haut je me rallie simplement à une hypothèse de Balfour et de Dohrn, très simple, tout à fait calquée sur l'ontogénie, et qui explique enfin cette dernière anomalie que, dans l'œil du vertébré, les bâtonnets et les cônes sont sur la face de la rétine qui n'est pas tournée vers la lumière. Exception qui ne se relie à rien d'autre, puisque chez les mêmes vertébrés la rétine de l'œil pinéal a, comme toutes les rétines, ses bâtonnets tournés vers la lumière.

La région auriculaire a retenu assez longtemps mon attention. Diverses circonstances suggéraient l'idée que là une branchie avait aussi dû exister, puis disparaître ; et je ne parle pas de l'oreille moyenne, simple diverticule de la bouche, produit beaucoup plus tard, et qui du reste n'existe pas chez les vertébrés inférieurs.

Les faits signalant la fente branchiale sont les suivants : l'embryon, pendant un temps assez long, paraît avoir quatre poches branchiales en

contact avec l'extérieur et sur le point de s'ouvrir, mais tous les embryons avec quatre poches endodermiques branchiales ne sont pas au même point. Les uns présentent les fentes : hyoïde, auriculaire, première et deuxième branchiales vraies; les autres les fentes : hyoïde, première, deuxième et troisième branchiales vraies. Dans ce temps assez long de l'évolution, je le répète, une fente se prépare à la partie postérieure, une autre disparaît.

Celle qui régresse correspond justement au métamère auriculaire. Le nom d'une poche branchiale ne peut être connu que par celui du ganglion nerveux qui envoie vers elle un rameau. Or, chez les batraciens il est très difficile de distinguer les rameaux nerveux qui suivent les épaississements ectodermiques branchiaux. Cette cause d'erreur est si considérable que je ne me serais pas résolu à publier cette étude si je n'avais trouvé dans le même temps une confirmation par le système circulatoire.

V. Les myotomes

Les segments de mésoblaste situés dans la tête, entre les poches branchiales, présentent deux particularités qui les différencient complètement de ceux du tronc. L'épimère, ou myotome, se développe de moins en moins à mesure qu'on s'avance de la dernière branchie vers l'oreille, et, en avant de cette région il devient si faible qu'on a peine à le suivre et qu'il ne peut plus fournir que quelques muscles superficiels. L'hypomère, ou somite, qui dans le tronc donne seulement la cavité générale, produit dans la tête, en plus du péricarde, une partie qui se différencie en muscles destinés à faire mouvoir les branchies.

Cette distinction est capitale pour l'étude des muscles de la tête et de la région du cou chez les vertébrés supérieurs; je l'ai utilisée dans une recherche non encore complète aujourd'hui et je n'en dis rien de plus, me contentant de rattacher la myologie de cette région à la présence des poches branchiales.

VI. Système nerveux central et périphérique.

Le développement du système nerveux périphérique est de la plus haute importance pour connaître les phénomènes segmentaires, aussi j'y suis revenu à diverses reprises, perfectionnant à mesure les résultats acquis.

Les points essentiels que j'ai traités peuvent se répartir sous les titres suivants : 1. Histoire de l'épiblaste. — 2. Phénomènes communs aux nerfs crâniens et spinaux. — 3. Nerfs spinaux et leur segmentation. — 4. Nerfs et ganglions crâniens. — 5. Développement secondaire des nerfs crâniens. — 6. Comparaison des nerfs crâniens et spinaux. Signification de la ligne latérale.

Très peu de temps avant moi, Beard avait exécuté les mêmes recherches chez les élasmobranches et chez les oiseaux ; l'accord avec lui sur les points essentiels prouve l'exactitude et la généralité des résultats, et quant aux conclusions différentes que j'ai retirées des faits, j'y ai été conduit pour établir des concordances avec les idées suggérées par l'étude d'autres systèmes d'organes.

En premier lieu, j'ai établi la dérivation ectodermique des racines nerveuses dorsales, celles qui seront sensitives chez l'adulte, et qui chez l'embryon sont d'abord et assez longtemps seules ; les racines ventrales constituent un perfectionnement qui apparaît beaucoup plus tard. On admettait auparavant que les nerfs étaient formés par des différenciations particulières du mésoblaste. Le fait véritable, trouvé par suite des perfectionnements de la technique, est bien mieux d'accord avec la notion philosophique de système nerveux. Celui-ci, au début, se montre comme un groupe spécialisé de cellules extérieures qui, par leur contact immédiat avec le milieu ambiant, reçoivent une excitation qu'elles peuvent transmettre aux cellules associées, plus profondes ou moins irritables aux actions externes. Ce groupe spécialisé de cellules déjà nerveuses s'accroît, fait saillie dans l'intérieur du corps (bourrelet ou invagination), se sépare enfin de l'épiblaste, — mais il ne peut pas s'en détacher partout sans perdre totalement sa raison d'être, qui est de recevoir des excitations par le milieu ambiant ; aussi cette masse en s'enfonçant dans la profondeur reste attachée à l'extérieur par une série de points, — chacun de ces

points de contact est un organe des sens de premier ordre (organes des sens branchiaux, ganglions et cordons latéraux). Et si ces régions de contact, se développant beaucoup à leur tour, viennent aussi à s'enfoncer dans la profondeur, pour devenir les ganglions crâniens et le nerf latéral, elles ne peuvent le faire qu'en restant attachées par des filets à l'extérieur; et les points où ces filets rencontrent l'épiderme sont les organes des sens de second ordre, qui évoluent suivant les régions, en gardant la même structure fondamentale, en organes de l'odorat, de l'ouïe, du goût et en organes de la ligne latérale (sixième sens des poissons). J'ai dit déjà ce que l'œil avait de spécial, je le rappelle pour expliquer son exclusion de cette série sensorielle.

Comme on le sait, le système nerveux central est d'abord une gouttière épidermique qui, s'approfondissant de plus en plus, finit par se suturer et produire un tube qui se détache de l'ectoderme. L'étude de cette suture est très importante. Dans la région neurale l'ectoderme possède plusieurs couches de cellules en épaisseur; quand la gouttière se ferme, la couche la plus superficielle forme une surface continue qui passe au-dessus de la suture. Le tube nerveux décollé de la surface emporte avec lui des deux côtés de sa génératrice dorsale, où la suture est visible encore, une lame des cellules profondes de l'ectoderme. La lame en question, qui va subir ultérieurement la segmentation transversale, est le début des racines nerveuses dorsales. J'ai appelé ces ébauches *racines primaires*. Elles existent sans différence dans la tête et dans le tronc.

Mais l'ectoderme a été réduit en épaisseur le long de la zone dorsale par le départ de cette lame. La zone de moindre épaisseur, regardée de l'intérieur de l'animal, forme une dépression bordée par deux *talus* longitudinaux, qui sont les restes du neuro-épithélium demeuré superficiel. Je les ai appelés *cordons latéraux*. Ils sont insegmentés et se poursuivent depuis l'extrémité la plus antérieure, qui sera le nez, jusque sur le tronc, où ils sont moins marqués au début, mais bien visibles un peu plus tard.

Ces cordons, d'abord insegmentés partout, se segmenteront dans la tête, non dans le tronc; nous reverrons ce point. Mais de plus, dans la région céphalique provisoirement limitée en arrière à la dernière branchie, les racines primaires reviendront prendre contact avec l'épiderme sur le cordon ganglionnaire, non dans le tronc. Ce contact spécial aux racines

primaires céphaliques n'est pas une particularité essentielle (fig. 1); car les nerfs crâniens possèdent aussi une branche profonde qui passe entre la corde et le myotome et représente absolument dans la tête la partie du nerf que l'on peut appeler *spinale*. Sur cette branche profonde se trouve un ganglion homologue au ganglion spinal, et qui donne naissance au sympathique de la tête. Kupfer, chez les cyclostomes, a découvert des faits complètement analogues, ce qui en montre l'exactitude, la généralité et l'importance. La première conséquence à en tirer déjà, c'est que,

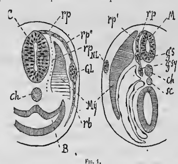


Fig. 1.

Coupes transversales dans la tête et le tronc d'un embryon d'axolotl.

My, myotome; *Ch*, corde dorsale; *sc*, subnotocorde; *rp*, racine nerveuse primaire; *rp'*, rameau spinal; *rp"*, rameau latéral. — *C*, cerveau; *B*, intestin branchial; *GL*, ganglion crânien; *rb*, rameau nerveux branchial — *M*, moelle épinière; *NL*, nerf latéral; *gs*, ganglion spinal; *gsy*, ganglion sympathique.

contrairement à l'avis de la plupart des morphologistes, les ganglions crâniens qui vont dériver du cordon latéral n'ont aucun rapport avec les ganglions spinaux nés dans le tronc sur la branche profonde, et d'ailleurs représentés dans la tête d'une autre façon par les petits ganglions dont je viens de signaler l'existence. Je montrerai de plus que les ganglions crâniens ont leurs homologues dans le tronc; il y a là deux séries, l'une plus forte dans la tête, moins dans le tronc, l'autre au contraire plus développée dans le tronc, moins dans la tête.

Le cordon latéral, qui dans la tête représente la reprise de contact avec l'extérieur du système nerveux devenu profond, va subir successivement deux séries de phénomènes : 1° il se segmente; 2° chaque masse isolée

se détache à son tour de l'épiblaste et s'enfonce dans l'intérieur pour y former un ganglion crânien.

Suivons d'abord la segmentation; elle va produire 10 masses ganglionnaires, mais pas d'un seul coup, et les progrès du phénomène sont des plus intéressants, on peut distinguer plusieurs étapes successives.

1er Stade, une coupure, et deux masses ganglionnaires; en avant ganglions olfactif et ciliaire indivis; en arrière tout le reste.

2e Stade, 3 masses ganglionnaires : 1° olfactif et ciliaire; 2° trijumeau; 3° le reste.

3e Stade, 4 masses : 1° olfactif et ciliaire, 2° trijumeau, 3° facial acoustique et glossopharyngien, 4° vague.

Puis, en négligeant des intermédiaires que j'ai notés :

4e Stade, 7 masses : 1° olfactif, 2° ciliaire, 3° trijumeau, 4° facial, 5° auditif, 6° glossopharyngien, 7° vague.

5e Stade, 7 masses (qui ne sont pas les mêmes) : 1° olfactif, 2° ciliaire et trijumeau, 3° facial, 4° auditif, 5° glossopharyngien, 6° et 7° vague subdivisé.

Enfin pour terminer en passant des intermédiaires encore :

6e Stade, 9 masses apparentes, en réalité 10, en tenant compte de la fusion secondaire du trijumeau et du ciliaire consécutive à une séparation : 1° olfactif, 2° ciliaire et trijumeau, 3° et 4° facial dédoublé, 5° auditif, 6° glossopharyngien, 7°, 8°, 9° vague divisé en trois.

Cette progression de la métamérie demande une recherche extrêmement minutieuse; elle est très intéressante en montrant un accord remarquable avec la segmentation des autres parties de la tête : myotomes, fentes branchiales, et vaisseaux sanguins. Il est aussi tout à fait intéressant de signaler sa concordance avec la segmentation du système nerveux central; du moins je l'ai rigoureusement suivie jusqu'au stade de 7 segments, après lequel elle m'a échappé, mais je n'ai pas renoncé à en démontrer l'évidence. Au stade de 2 masses ganglionnaires correspondent 2 vésicules cérébrales; 3 vésicules, cerveau antérieur, moyen, postérieur, correspondent à la segmentation du cordon latéral en 3 masses; et ainsi de suite. Signalons les repères importants.

L'état de division du cerveau en 6 vésicules, dénommées par Huxley prosencéphale, thalamencéphale, mésencéphale, métencéphale, myélencé-

phale (antérieur et postérieur), correspond à la division du cordon ganglionnaire en 6 tronçons.

Cette subdivision du cerveau en vésicules n'indique donc pas un mode de complication *sui generis* pour cet organe : c'est la subdivision en métamères dont le nombre va progressivement en croissant. Les vésicules cérébrales ont une valeur segmentaire et d'ailleurs elles se reproduisent dans la complication de la moelle, qui à un moment présente cette structure vésiculaire, et se compose d'une série de renflements que j'ai nommés *neurotomes*.

Le cordon latéral qui a donné les ganglions crâniens se poursuit dans le tronc, là il se détache de l'ectoderme et s'enfonce, d'ailleurs peu, vers l'intérieur, mais il ne se segmente pas et il n'est pas réuni dans chaque segment avec la racine nerveuse dorsale. Voilà deux différences entre les nerfs périphériques du tronc et ceux de la tête; elles tiennent toutes deux à la présence des branchies dans la région antérieure. La liaison avec la racine nerveuse est en rapport évident avec l'innervation de la branchie.

Quant à la segmentation, elle n'existe pas dans le tronc, pas de branchies; elle existe dans la tête, où il y a des branchies; plus que cela, dans les régions de la tête où les branchies ont avorté, comme nous l'avons dit, le cordon ganglionnaire n'est pas segmenté. Dans la tête se trouvent des nerfs que Beard a appelés suprabranchiaux et qui partent des ganglions crâniens. Ces nerfs suprabranchiaux ne se trouvent pas partout, j'ai même remarqué qu'on les rencontre seulement sur les ganglions *devant lesquels a disparu une branchie* : glossopharyngien (derrière l'oreille), facial *antérieur* (derrière la région buccale), trijumeau et ciliaire (derrière la région oculaire et nasale). Ces filets, qui doivent évoluer en rameaux nerveux, sont d'abord des restes du cordon latéral allant de ganglion à ganglion; ils répètent dans les régions abranches de la tête l'état du nerf latéral dans le tronc abranche. Plus que cela encore, comme ce nerf latéral ils sont en relation avec des séries d'organites sensoriels distribués le long d'eux sur la peau.

L'arrivée secondaire de l'œil à la périphérie latérale a obligé le cordon ganglionnaire à se diviser en deux, donnant un rameau supra-orbitaire et un rameau infra-orbitaire dont la nature est ainsi précisément établie. Le remarquable rapport de ce système nerveux latéral avec un vaisseau san-

guin qui s'étend sans discontinuité de la tête au tronc nous confirme plus encore dans cette façon d'envisager les phénomènes, entièrement originale et qui, d'une part, suit les faits de la façon la plus étroite, et, d'autre part, nous conduit à une conception théorique du vertébré, conception extrêmement simple et que j'exposerai plus loin.

Pour retenir seulement la conclusion ultime de cet exposé, nous dirons que les différences entre le système nerveux de la tête et celui du tronc au point de vue des racines dorsales, différences que pour notre part nous avons contribué à établir et à préciser, se résolvent encore en la question de la présence ou de l'absence des fentes branchiales. Toutes les questions successivement étudiées se ramènent en fin de compte à celle-là.

Et l'appareil circulatoire va nous apporter une nouvelle confirmation et enfin nous fournir l'explication.

VII. Vaisseaux sanguins.

L'apparition du système circulatoire étant la partie la plus difficile et la plus controversée de l'embryologie des vertébrés, j'y ai consacré plusieurs années de travail et j'ai consigné les résultats obtenus dans divers mémoires. Voici la série des questions traitées.

I. *Partie descriptive.* — 1. Apparition métamérique du parablaste. Historique du parablaste et définition de ce terme. — 2. Stade des parablastomères détachés. Leurs contacts épiblastiques. Ébauches des angiotomes. — 3. Différenciation du parablaste en vaisseaux et globules. Apparition des veines cardinales. — 4. Identité des angiotomes dans la tête et dans le tronc. — 5. De l'endodermérie. — 6. Localisation de la fonction respiratoire. Apparition du cœur. — 7. Description de l'appareil circulatoire avant l'apparition du mésonéphros. — 8. Concordances avec les observations antérieures.

II. *Partie théorique.* — 1. Phylogénie de l'appareil circulatoire primitif. — 2. Théorie mécanique de la formation des feuillets. Théorie entérocœlique de la métamérie. — 3. Extension de la théorie entérocœlique.

Les premiers rudiments de ce qui sera l'appareil circulatoire consistent en cordons cellulaires pleins, détachés métamériquement sur le côté exté-

rieur de l'épaisse paroi endodermique, qui garde encore son caractère vitellin. Nous ne considérons ces premiers rudiments comme déterminés ni dans le but de faire un appareil circulatoire, ni par le besoin d'un appareil circulatoire, car ce sont deux vues finalistes extra-scientifiques; nous indiquerons plus loin les raisons qui nous semblent avoir déterminé ces productions. Ici, tenons-les pour produites, et suivons leur devenir. Chaque cordon métamérique constitue, aussitôt détaché de la paroi endodermique, un tout autonome sans rapport avec ses voisins ; je l'appelle un *angiotome*. Il se compose de deux moitiés, une droite et une gauche, qui évoluent d'abord séparément, et d'une partie médiane, la suhnotocorde, qui doit régresser. N'étudions d'abord qu'une moitié du corps.

Au bout de quelque temps, chaque angiotome se creuse d'une lumière, d'une façon dont j'ai suivi le détail fort intéressant au point de vue de la production et de la signification des globules sanguins. Nous avons alors dans chaque métamère un angiotome, dont les régions dorsale et ventrale plus renflées sont reliées par un tube transversal. De plus, entre deux myotomes, chaque angiotome envoie une file de cellules jusqu'à l'épiblaste. Cette file deviendra un petit vaisseau intermétamérique et la ligne des contacts successifs donnera plus tard un canal longitudinal, le vaisseau latéral. Le tableau suivant indique brièvement les parties ainsi que leurs rapports avec le mésoblaste.

Épimère. .	Myotome. .	Ébauche de l'aorte et de la veine cardinale.
Mésomère.	Néphrotome. .	Ébauche du canal intermétamérique et du canal latéral.
Hypomère.	Cœlotome. .	Ébauche du vaisseau de P. Mayer et de la veine sous-intestinale.

Les ébauches métamériques de la veine sous-intestinale, doubles tout le long du corps, possèdent à peu près partout un calibre uniforme, même dans la région où elles doivent beaucoup s'élargir plus tard et constituer le cœur.

Bientôt on voit tous ces angiotomes, d'abord indépendants, se souder par les parties dorsales et ventrales de leurs ébauches, en même temps que le vaisseau latéral résulte de la soudure au-dessous de la peau de tous les contacts des vaisseaux intermétamériques avec celle-ci. Cette ligne de contact, réunion des points successifs de contact, se creuse et devient un canal.

Jusqu'à ce moment tout était rigoureusement semblable dans la tête et dans le tronc. En même temps que ces fusions se produisent, les différences apparaissent. Ainsi nous avons dans chaque moitié du corps trois vaisseaux longitudinaux, l'un dorsal (aorte et veine cardinale confondues), l'autre ventral (veine sous-intestinale) ; ils sont réunis entre eux dans chaque métamère par un vaisseau transversal, et le tout, au niveau du vaisseau dorsal, est réuni entre les métamères au troisième vaisseau ou vaisseau latéral.

Un quatrième vaisseau va se montrer : c'est la *veine cardinale*, dont personne encore n'avait soupçonné la genèse et dont j'ai suivi le développement complet. — Hoffmann a retrouvé chez les sélaciens les points principaux que j'avais découverts et sans avoir connaissance de mes recherches, ce qui est très important comme contrôle.

Phénomène général. — La veine cardinale est un *dédoublement* de l'aorte primitive de chaque moitié du corps.

Phénomènes spéciaux. — Le dédoublement ne se fait pas de la même manière dans la tête postorale et dans le tronc ; et dans la tête préorale il ne se fait pas du tout.

Le croquis ci-joint (fig. 2) m'évitera une longue description. Il repré-

Fig. 2

I. État *primitif* commun à la tête et au tronc *ac*, ébauche commune à l'aorte et à la veine cardinale ; *vi*, départ du vaisseau intermétamérique ; *vm*, départ du vaisseau transversal ou de P. Mayer ; X, plan de séparation de l'aorte et de la cardinale dans le tronc ; Y, dans la tête. — II. Rapports secondaires des diverses parties dans le tronc. — III. Rapports secondaires des diverses parties dans la tête.

sente dans chaque moitié du corps la région dorsale d'un angiotome. Ainsi : 1° les deux plans de séparation sont perpendiculaires entre eux ; 2° la séparation est plus complète dans la tête que dans le tronc, où l'aorte et la cardinale restent métamériquement reliées par de petits canaux que

j'ai appelés *vaisseaux réunissants*; 3° la séparation est beaucoup plus précoce dans la tête que dans le tronc; 4° enfin la séparation dans le tronc se produit progressivement d'avant en arrière. — La théorie morphogénique du vertébré que j'ai conçue va jusqu'à expliquer toutes ces particularités; et à plus forte raison la circonstance beaucoup plus importante qui fait vraiment différer la tête et le tronc au point de vue vasculaire comme déjà ils diffèrent à tant d'autres. Cette circonstance est la suivante. — Dans la tête, après le dédoublement, le vaisseau intermétamérique est resté greffé sur la partie qui deviendra veine cardinale, le vaisseau transversal (ici vaisseau branchial) reste attaché à l'aorte; dans le tronc la veine cardinale garde le départ de ces deux vaisseaux.

A ces différences près — et que nous résoudrons — la tête et le tronc se montrent encore comme deux variantes d'un même thème. L'élément vasculaire, l'angiotome, identique d'abord, finit par présenter deux combinaisons des mêmes éléments.

Dans la tête préorale, en avant de la partie la plus antérieure du ganglion facial, il ne s'est pas produit de dédoublement; la veine cardinale n'existe pas dans cette région. — Le vaisseau qui prolonge l'aorte au delà de l'hypophyse et qui s'appelle *carotide interne* prolonge aussi dans les stades jeunes la veine cardinale: et cela s'explique encore très bien. La carotide interne représente l'aorte et la veine cardinale confondues, elle garde définitivement un état primitif qui a été transitoirement commun à la tête et au tronc. Cette circonstance jette un jour inattendu sur la véritable nature des trois vaisseaux de l'œil, qui s'accusent comme vaisseaux intermétamériques et portent à 10 pour la tête entière le nombre de ces vaisseaux.

Ces trois vaisseaux, dont le croquis ci-dessous (fig. 5) représente la disposition compliquée, sont très difficiles à suivre à cause de leur petitesse; mais ils ne le sont pas plus que les sept autres. Bien que ces derniers soient d'un calibre notable, il est très malaisé de débrouiller à chaque niveau l'écheveau formé par le vaisseau latéral, la cardinale antérieure, les vaisseaux intermétamériques, l'aorte et les vaisseaux branchiaux. Je crois impossible que l'on puisse reconnaître leur disposition par le seul examen des coupes; du moins je ne l'ai pas pu. Il faut de très exactes et très minutieuses reconstitutions: je les ai faites et j'en ai donné la syn-

thèse (fig. 4). Et les vérifications ne m'ont pas manqué dans le procédé que j'ai employé et qui consiste, en choisissant un grossissement convenable pour le dessin, à obtenir soit des projections sur deux plans perpendiculaires entre eux à l'aide d'une série de coupes perpendiculaires à leur intersection, soit des projections sur un plan de deux séries de coupes perpendiculaires entre elles et à ce plan.

Je n'ai pas fait remarquer, car cela est connu et n'a pas d'importance, que la veine sous-intestinale d'un côté finit par se souder avec sa correspondante du côté opposé, jusqu'au delà du cœur, que l'aorte en fait autant

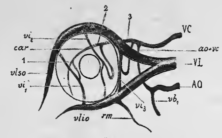


Fig. 3.

AO, aorte; VC, veine cardinale; *ao + vc*, vaisseau qui les réunit; *car*, carotide interne qui prolonge le tout: 1, 2, 3, départ des vaisseaux intermétamériques; vi_1, vi_2, vi_3, leur arrivée bifurquée dans le vaisseau latéral VL, lui-même bifurqué *vlso*, *vlio*.

dans la région postérieure aux branchies, et que de cette fusion résulte une seule aorte secondaire.

Je voudrais au contraire appeler l'attention sur deux points : 1° sur le vaisseau latéral qui longe le nerf latéral, les ganglions crâniens et les deux branches nerveuses infra et supra-orbitaire, précisant l'*homodynamie* ou correspondance longitudinale de ces diverses parties : homodynamie que j'avais établie déjà par d'autres considérations;

2° Sur le nombre 10 des vaisseaux intermétamériques de la tête, qui révèlent 10 angiotomes comme il y a déjà 10 ganglions crâniens, 10 myotomes, 10 poches branchiales. Ce n'est donc pas 4 vertèbres, comme le pensait Gœthe, mais 10 vertèbres que nous retrouverons bientôt dans le crâne.

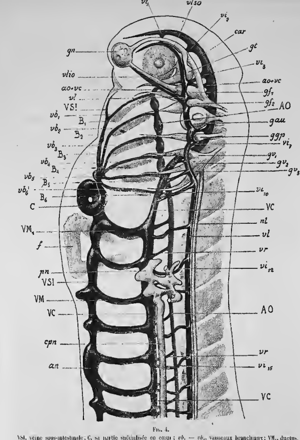


Fig. 4.

VSI, veine sous-intestinale ; C, sa partie spécialisée en cœur ; vb_1 — vb_6, vaisseaux branchiaux ; VM_1, ductus, Cuvieri ; VM, vaisseau de P. Mayer ou vaisseau transversal.
AO, aorte ; VC, veine cardinale ; *ao* + *vc*, réunion de l'aorte avec la cardinale pour donner en avant la carotide ; *car*, carotide interne ; *vr*, vaisseau réunissant.
vl, vaisseau latéral ; *vlso*, branche supra-orbitaire de ce vaisseau ; *vlio*, sa branche infra-orbitaire ; vi_1 — vi_{10}, les *dix* vaisseaux intermétamériques de la tête ; vi_{15}, un vaisseau intermétamérique du tronc.
pn, pronéphros ; *cpn*, canal du pronéphros.
gn, ganglion olfactif ; *gt*, ganglion du trijumeau ; gf_1, gf_2, les ganglions du facial ; *gau*, ganglion auditif ; *ggp*, ganglion glosso-pharyngien ; gv_1, gv_2, gv_3, les trois ganglions du vague.
Sur tout le côté dorsal, indication des myotomes ou masses musculaires primitives. *f*, foie.

VIII. Anatomie comparée du système circulatoire chez les vertébrés adultes.

Transportés dans l'anatomie comparée, les résultats de ces longues recherches présentent le double intérêt :

1° De poser des questions : Que deviennent les vaisseaux intermétamériques dont nous n'avons pas constaté la persistance? Que deviennent les vaisseaux de P. Mayer? Sur l'évolution de ces derniers, je possède déjà des documents assez nombreux pour prévoir qu'ils se transforment en les veines mésarraïques et leurs ramifications ;

2° De donner certaines homologies remarquables. Je passe sur la section des veines cardinales postérieure au cœur, ses divers états sont bien connus jusqu'à la réduction en azygos et hémi-azygos. Il me semble toutefois qu'il y aurait encore bien à reprendre sur ce sujet dans la littérature contemporaine.

La cardinale antérieure s'approche du cœur sous les noms de *veine jugulaire interne* et *veine cave supérieure*.

Le vaisseau latéral est partagé en deux tronçons qui jouent des rôles d'importance inégale. L'un, antérieur au *ductus Cuvieri*, devient la *jugulaire externe* qui se réunit à la veine cave supérieure par un vaisseau intermétamérique persistant. Le tronçon postérieur devient un vaisseau peaussier du tronc ; tantôt il reste veineux et conserve ainsi un caractère primitif (*Siredon pisciformis*); tantôt, par son anastomose avec l'artère sous-clavière qui le croise, il tombe dans l'arbre artériel et devient une artère peaussière (*Triton cristatus*).

La veine sous-intestinale persiste, subissant le long de son parcours diverses désignations, comme une rue qui changerait de nom à tous les carrefours. Ces noms, divers en anatomie descriptive, et même en anatomie comparée, sont successivement en se rapprochant du cœur :

Veine épigastrique ou abdominale (coccygéo-mésentérique des oiseaux); veine porte, réseau du foie, veine sus-hépatique et veine cave inférieure, du point d'arrivée de la veine sus-hépatique jusqu'au cœur.

Chez les mammifères mêmes, chez les plus inférieurs au moins, et par

exemple chez l'Échidné (Beddard), on peut retrouver encore avec netteté la veine sous-intestinale dans la section infra-hépatique.

IX. Les vertèbres crâniennes.

Le moment est venu maintenant de traiter à nouveau l'ancien problème du squelette céphalique. Dans sa forme primitive la question n'était en effet posée que comme une théorie vertébrale du crâne. Elle renferme des erreurs techniques importantes que nous allons tenter de rectifier.

Les auteurs anciens ont eu le tort de grouper dans un même complexe vertébral des os qui n'ont pas tous la même valeur; les uns étant développés dans des cartilages profonds, les autres se formant tout près de la surface, à la manière des écailles, et ayant la valeur morphologique de celles-ci. Il y a donc lieu d'établir la distinction recommandée, et de mettre à l'écart les os dermiques, assurant un complément de fermeture d'une façon pour ainsi dire arbitraire par rapport au type métamérique fondamental.

L'ébauche cartilagineuse du crâne passait pour être une capsule cartilagineuse continue, résultat de l'extension latérale des trabécules et des paracordes décrits par Parker. Or, si l'on étudie de près les données de Parker, de Kölliker et de Decker, on voit qu'il n'en est rien. La capsule cartilagineuse est interrompue par des incisions ou des perforations dont le décompte divise juste l'ébauche crânienne en 10 sections. C'est de cette fragmentation portant sur l'ébauche cartilagineuse qu'il faut se servir pour reconnaître la constitution vertébrale, et non, comme on l'a proposé, des perforations par les racines nerveuses. Nous avons dit en effet que par des cohalescences très précoces il y a beaucoup moins de racines que de ganglions ou de segments; les vertèbres qui se développent tard ont dû modeler leurs perforations nerveuses sur les cohalescences déjà effectuées.

Chacun des dix segments crâniens possède son arc branchial osseux, et tous ceux-ci présentent même une homotypie remarquable (fig. 5). A part les deux antérieurs, les plus réduits, chacun se subdivise en trois sections : un basibranchial, un cératobranchial et un épibranchial. Sur certains arcs spéciaux, ces tronçons portent des noms particuliers. Sur

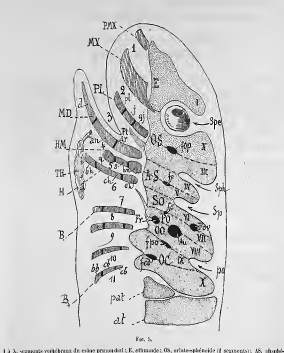


Fig. 5.

I à X, segments vertébraux du crâne primordial ; E, ethmoïde ; OS, orbito-sphénoïde (2 segments) ; AS, alisphénoïde (2 segments) ; SO, sphenoticum ; PO, prooticum ; OO, opisthoticum ; OC, occipital (2 segments au moins) ; — Pt, côte ptérygoïde ; *Spe*, fente sphéno-ethmoïdienne ; *Sph*, fente sphénoïdale ; *Sp*, fente sphéno-pariétale ; *po*, fente pétro-occipitale ; *fop*, foramen opticum ; *fo*, foramen ovale ; *fc*, foramen caroticum ; F*ov*, fenêtre ovale ; F*r*, fenêtre ronde ; A*u*, méat auditif interne ; *fpo*, foramen pariéto-occipital ; *fcd*, foramen condyloïdeum — PMX arc pré-maxillaire ; MX, arc maxillaire ; PL, arc palatin ; *pl*, os palatin ; *j*, os jugal ; *qj*, os quadrato-jugal ; MD, arc mandibulaire ; *d*, os dentaire ; *an*, os angulaire ; *ar*, os articulaire ; HM, arc hyo-mandibulaire ; *q*, os quadrate ; *s*, symplectique ; *hm*, os hyo-mandibulaire ; H, arc hyoïde ; *bh*, basihyal ; *ch*, cératohyal ; *eh*, épihyal ; B_1 à B_4, arcs branchiaux ; *bb*, basibranchial ; *cb*, cératobranchial ; *eb*, épibranchial.

1 à 11, fentes branchiales — P*at*, proatlas ; *at*, atlas ; TH, glande thyroïde.

l'os hyoïde on les appelle : basi-, cérato- et épihyal; sur l'arc hyomandibulaire, ce sont les os : quadrate, symplectique, hyomandibulaire; sur l'arc mandibulaire on les nomme : dentaire, angulaire, articulaire; sur l'arc palatin : palatin, jugal et quadrato-jugal.

Nous avons ramené à ce schéma les crânes de tous les vertébrés, en précisant le mode de condensation de plus en plus grande des os et la réduction de ceux de l'appareil branchial. Ces derniers se retrouvent toutefois dans l'os hyoïde, dans les osselets de l'oreille et dans les pièces de l'arcade zygomatique.

DIFFÉRENCIATIONS RÉGIONALES DU CORPS CHEZ LES VERTÉBRÉS

21. La métamérie de l'endoderme et du système primitif dans la région post-branchiale du corps des vertébrés (*C. R. Ac. Sc.*, 1891).
27. Développement et morphologie du parablaste et de l'appareil circulatoire, 2e partie (*Arch. zool. expér. et génér.*, 1893).

Nous avons déjà montré que les deux régions, tête et tronc, étaient deux combinaisons différentes des mêmes éléments. Pourquoi ces différences de combinaisons? pourquoi une tête? pourquoi un tronc? Cette question résolue, les subdivisions en régions secondaires sont très simples.

Nous avons indiqué que la plupart des particularités céphaliques tiennent à la présence des branchies; en expliquant cette présence, nous résolvons le problème et faisons en même temps comprendre les différences au point de vue vasculaire.

I. De l'endodermérie.

Je rappelle qu'une fente branchiale débute par une saillie endodermique, ou plissement intestinal, qui se glisse entre deux somites mésoblastiques pour gagner l'extérieur. Inversement, si nous trouvions entre deux somites une saillie endodermique latérale, nous dirions : voilà une poche branchiale qui se prépare. Si cette saillie n'allait pas jusqu'à l'extérieur, mais entrait en régression, nous dirions : la poche branchiale qui se disposait précédemment n'est pas arrivée à terme.

Ce raisonnement que nous avons tenu pour certaines régions de la tête, nous allons le tenir maintenant pour le tronc. Car, en arrière des poches que tous les auteurs appellent branchiales, on rencontre ainsi de chaque côté du plan médian une série de diverticules intestinaux qui pénètrent entre les segments mésoblastiques. Cette répétition régulière constitue ce que j'appelle l'*endodermérie*.

Ces diverticules latéraux sont visibles jusqu'au delà de l'anus. Leur déve-

loppement maximum coïncide avec le temps où les poches antérieures (vraiment branchiales) n'ont pas encore commencé à compliquer et accroître leur surface.

Préparés, en voyant croître le nombre des fentes branchiales actuelles depuis les vertébrés supérieurs jusqu'aux inférieurs, à admettre la possibilité de fentes plus nombreuses encore chez des ancêtres disparus, nous avons là un fait nouveau qui s'accorde parfaitement avec cette conjecture. Naturellement les branchies plus nombreuses étaient plus simples et plus petites; aussi c'est juste dans le temps où les diverticules de l'intestin du tronc ont atteint leur maximum et régressent, que les fentes antérieures se compliquent pour accomplir le travail respiratoire qui à ce moment, mais à ce moment seulement, apparaît comme devant tout leur incomber.

Tenons-nous au stade où non seulement ces poches antérienres ne sont pas plus compliquées, mais même pas plus grandes que les postérieures. Les poches égales s'ouvrent toutes également à l'extérieur entre les segments du mésoblaste; alternes avec elles se tiennent les angiotomes isolés dont nous avons décrit l'existence et qui vivent indépendants et égaux dans des conditions égales.

Comment cet ensemble homogène est-il devenu hétérogène?

II. Déterminisme de la céphalisation. — Apparition du cœur.

Nous sommes arrivés à la notion de l'égalité primordiale entre tous les métamères du corps; les segments primitifs sont, comme on dit, homonomes. Dohrn, qui a consacré vingt-cinq ans de sa vie à ces questions délicates, avait signalé, si je puis dire, le nœud du problème en demandant pour quelles raisons un organe contractile, aussi volumineux et physiologiquement aussi important que le cœur, s'était développé à une place plutôt qu'à une autre, apportant ainsi, à lui tout seul, un élément considérable qui devait troubler l'unité originelle. Le jeu du cœur détermine en effet un accroissement dans la pression de l'onde sanguine pour toute la région du corps qui le précède, et une diminution de cette même pression dans la

zone postérieure. Il s'agit, bien entendu, d'un cœur de poisson; celui-là compris, tous les autres s'en déduisent avec facilité. — Or justement la zone cardiaque est à la limite des deux régions, tête et tronc; leurs différences ne seraient-elles pas le résultat direct du déterminisme qui a produit le cœur?

Cette notion nouvelle de l'endodermérie que je viens d'exposer résout le problème et au delà. Partons de l'être avec des poches branchiales et des pores branchiaux tout le long du corps. Rapidement, nous en avons des preuves par l'étude des actinies, une des deux ouvertures de son tube digestif se spécialise pour l'ingestion des aliments, devient bouche, pendant que l'autre devient anus. Dès lors la région qui porte la bouche est antérieure; c'est-à-dire que l'animal a toutes les raisons possibles de se déplacer en tenant ce côté-là en avant. Dès lors aussi ce sont toujours les mêmes poches endodermiques, celles qui sont les plus voisines de cette région antérieure, qui reçoivent avec le plus d'abondance l'eau fraîche et bien aérée. Elles fonctionnent plus et mieux que les postérieures. Et voici la raison suffisante (et nécessaire pour les purs lamarckistes) pour comprendre comment les poches antérieures les plus actives s'accroissent, se compliquent graduellement, en même temps que les moins actives s'atrophient de plus en plus et finalement disparaissent.

C'est au moment où les poches postérieures régressent que les angiotomes se soudent par leurs extrémités ventrales et dorsales pour former des vaisseaux longitudinaux; c'est à ce moment que la circulation métamérique devient circulation générale. Pourquoi? Parce que l'eau aérée ne passant plus que dans les fentes antérieures, seules persistantes, il faut que tout le sang aille chercher l'oxygène vers cette région ou que les segments abranches régressent tout à fait. Cette seconde alternative jettera peut-être quelque jour une certaine lumière sur la morphologie des tuniciers; mais nous n'en parlons pas ici, car justement c'est la réalisation de la première qui fait les vertébrés ordinaires.

Saisissons le moment où les fentes antérieures plus actives appellent vers elles tout le sang, après la formation des vaisseaux longitudinaux. La veine sous-intestinale, d'abord contractile sur toute sa longueur (embryons de téléostéens), exagère sa contractilité derrière la région branchiale à mesure que la complication de celle-ci rend le passage du sang de plus en plus

difficile. C'est pour un motif tout à fait de même ordre qu'un cœur apparaît sur le vaisseau dorsal des annélides tubicoles.

Le croquis 1 (fig. 6) représente l'appareil circulatoire à ce moment,

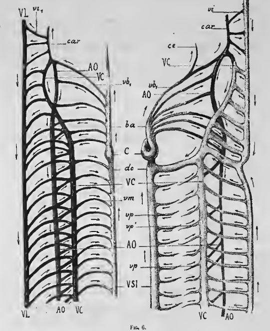


Fig. 6.

I. AO, aorte; VC, veine cardinale; VL, vaisseau latéral; vb_1, vaisseau branchial; *vm*, vaisseau transversal ou de P. Mayer; C. cœur; VSI, veine sous-intestinale.
II. Mêmes lettres.

en y supposant confondus les deux vaisseaux AO et VC. Le sens des flèches indique le cours du sang.

1° *Apparition du vaisseau cardinal.* — Suivons sur le croquis n° 1, en

supposant d'abord AO et VC coïncidant. Du point C, cœur debutant, le sang part vers l'avant pour remonter par chaque vaisseau branchial dans le vaisseau cardino-aortique, d'où il s'échappe d'abord par les vaisseaux intermétamériques pour gonfler le vaisseau latéral ; et le surplus court vers le tronc.

Dans le vaisseau cardino-aortique il se fait d'avant en arrière deux courants de même sens, mais d'inégale vitesse ; l'un métamériquement *renforcé* par un apport du vaisseau branchial, l'autre intermétamériquement *diminué* par des départs pour le vaisseau latéral. Ces deux sections du vaisseau, virtuellement distinctes dès le début de la localisation du cœur, se séparent réellement en un vaisseau à courant rapide, *aorte*, et un vaisseau à courant lent ou *cardinal*. Il n'y a pas lieu de parler encore d'artère ni de veine.

Dans la région postérieure au cœur, la ligne ventrale (VSI), au lieu d'être une ligne de pression, est une ligne d'appel, car elle se vide pour remplir le cœur plus contractile ; aussi tous les vaisseaux transversaux sont-ils parcourus du dos au ventre par l'onde sanguine, différant alors de leurs homodynames antérieurs. Le vaisseau dorsal cardino-aortique (AO et VC réunis) est encore parcouru d'avant en arrière par deux courants d'inégale vitesse. Dans l'axe du vaisseau le sang court sous l'impulsion qui lui vient du cœur ; sur le côté du vaisseau il ne court presque pas, cette zone étant à la fois vidée par le vaisseau transversal et remplie par le vaisseau intermétamérique. Il y a donc encore tendance à la séparation en deux troncs comme dans la tête. Toutefois, le déterminisme de la séparation, ou inégalité des deux courants, est moins exprimé que dans la tête ; car le courant axial n'étant plus renforcé comme dans la tête à chaque métamère va en s'affaiblissant. Sa différence avec le courant latéral décroît donc d'avant en arrière. Aussi, d'une part la cardinale apparaît plus tôt dans la tête que dans le tronc, et d'autre part dans le tronc elle apparaît d'avant en arrière.

La carotide interne se distingue dès le début de tout le reste du vaisseau homodyname par la direction antérieure de son courant, direction due à ce que, par la présence de l'œil, cette section ne reçoit plus d'apport ventral. Il n'y a aucun motif de séparation en deux troncs ; la séparation ne se fait pas.

2° *Transformation du vaisseau cardinal en veines.* — A mesure que la respiration se localise plus étroitement sur les fentes antérieures, à mesure (voir croquis n° 2, fig. 6) celles-ci se compliquent et le cœur devient plus contractile et plus volumineux. Son accroissement de puissance impulsive a pour conséquence un accroissement de puissance d'appel à son extrémité postérieure. Et cet appel se fait sentir non plus seulement sur le vaisseau sous-intestinal VSI, mais encore sur le premier vaisseau transversal qui se distingue de tous les autres comme *ductus Cuvieri* (*dc*). Les flèches indiquent les conséquences de cet accroissement d'appel; la cardinale, d'abord une d'un bout à l'autre du corps, se trouve divisée en deux sections à courants convergents, d'où formation d'une veine cardinale antérieure et d'une veine cardinale postérieure.

Les vaisseaux transversaux, vidés par les deux bouts, se résolvent en deux séries de veines péritonéales et intercostales, qui sont utilisées plus tard, quand elles sont alimentées par des ramifications secondaires de l'aorte.

Les conséquences de cette étude retentissent sur l'anatomie comparée des adultes d'une façon considérable, et donnent un canevas général sur lequel il est facile de tracer toutes les modifications qui surviennent.

MORPHOGÉNIE DES VERTÉBRÉS

9. Corde dorsale et mésoblaste chez l'axolotl (en collaboration avec M. Bataillon) (*C. R. Ac. Sc.*, 1888).

10. Segmentation et sort du blastopore chez l'axolotl (en collaboration avec M. Bataillon) (*C. R. Ac. Sc.*, 1888).

11. Analyse critique d'un mémoire d'O. Schulze sur la corde dorsale et le mésoblaste, suivie d'un exposé original de la question (*Arch. de zool. expér. et génér.*, 1889).

18. Signification métamérique des organes latéraux. Analyse et critique des travaux de Mitrophanow (*Arch. de zool. expér. et génér.*, 1891).

25. Sur la théorie des feuillets et le parablaste (*C. R. Ac. Sc.*, 1892).

45. La forme et la vie. Essai de la méthode mécanique en zoologie. 1 vol. in-8°, 924 pages et 782 figures dans le texte. Paris, Schleicher frères, 1900.

Voir quelques faits nouveaux et les décrire est facile. Mais si l'on désire comprendre et expliquer ce qu'on a vu, les difficultés croissent sans mesure. Il ne s'agit plus en effet de se satisfaire avec ce qui tombe accidentellement sous les yeux, car les faits ignorés signalent leur existence par les hiatus qu'ils font dans la théorie, et par cela exigent la recherche. En sorte que le meilleur guide pour analyser de près les phénomènes est encore le souci d'en tirer une synthèse. Nous nous sommes efforcés justement de bien faire voir la structure de nos idées sur la morphologie des vertébrés; mais il ne faudrait pas que le lien fît oublier ce qu'il relie, et fît perdre de vue les faits nouveaux nombreux et importants que nous avons établis.

L'apparition du mésoblaste est le phénomène essentiel de la morphogénie, car le mésoblaste est le fondement de la forme des animaux supérieurs aux cœlentérés, non seulement en raison du nombre et de la variété des organes qui s'y différencient, mais aussi par le retentissement prolongé de son mode d'apparition sur le plan fondamental des organismes animaux.

La plupart des auteurs, entraînés par le désir de faire descendre les vertébrés des annélides, et considérant comme primitif le mode d'apparition du mésoblaste chez ces derniers êtres par cellules initiales ou *télo-*

blastes, ont voulu ramener la production mésoblastique des vertébrés à ce mode et retrouver partout des groupes d'initiales (*Urmesodermzellen*).

Nous nous sommes élevés contre cette conception et avons établi que la production du mésoblaste est originellement la propriété de l'endoderme sur toute sa longueur. Chez les vertébrés notamment, nous avons montré que le mésoblaste plein de l'axolotl avec sa corde dorsale est l'homologue rigoureux du mésoblaste d'abord creux et de la corde de l'amphioxus.

C'est pour ce sujet spécial la preuve d'une proposition souvent avancée par Giard : à savoir que l'entérocœlie et la schizocœlie sont deux variétés d'un même phénomène et que la première est plus primitive que la seconde.

Au surplus, ces études nous ont rapidement conduit à reviser, à préciser et à étendre l'antique notion de feuillet embryonnaire et à reconnaître que chez les vertébrés les feuillets, au lieu d'être au nombre de trois, sont au nombre de six, sortis successivement des deux couches de la gastrula : ectoderme et endoderme. Le tableau suivant résume ces rapports.

COUCHES DE LA GASTRULA.			FEUILLETS.	CONTACTS REPRIS AVEC L'ÉPIBLASTE.
ECTODERME. .	. . . .		Épiblaste.	
	. . . .		Neuroblaste .	Nerf latéral et ganglions crâniens.
ENDODERME. .	. . . .		Mésoblaste. .	Canal du pronéphros.
	Protentéroderme	. . . . .	Parablaste. .	Vaisseau sanguin latéral.
		Deutentéroderme	Métablaste. .	Fentes branchiales.
			Hypoblaste. .	

J'ai poussé aussi loin que possible l'identification entre toutes les productions appelées à jouer des rôles si divers chez l'adulte, et à subir de si diverses adaptations.

Un segment de vertébré (fig. 7) se présente comme formé par l'emboîtement de cavités concentriques, dont les deux premières, cœlome et paracœlome, se sont successivement détachées de l'intestin embryonnaire, et dont la troisième, métacœlome, est restée à l'état de diverticule attaché à cet intestin.

Et les régions du vertébré sont les résultats des inégalités de développement entre ces divers cœlomes : l'un devenant plus important ici, l'autre

là. Un pareil segment constitue par sa répétition le vertébré total avant son hétéronomie accomplie (fig. 8).

Nous arrivons en précisant les variations de ces diverses parties d'abord semblables à préciser le sens des régions : préorale, postorale, hépatique, pronéphrétique, mésonéphrétique et caudale.

Il ne reste plus qu'à se demander pourquoi l'endoderme donne ainsi successivement des poches latérales telles que le métacœlome, susceptibles de se séparer tout à fait de cet endoderme producteur comme le paracœlome

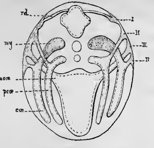


Fig. 7.
rd, racine nerveuse dorsale ; *my*, myotome ; *cœ*, cœlome ; *pcœ*, paracœlome ; *mcœ*, métacœlome.
I. Contact neuro-épiblastique. — II. Contact para-épiblastique. — III. Contact méta-épiblastique.
IV. Contact méso-épiblastique.

et le cœlome. Nous avons entrepris de l'expliquer dans une *théorie entérocœlique de la métamérie* ; car ce sont justement ces plissements qui, en se séparant de l'endoderme, donnent à l'être sa métamérie primitive. Nous avons cru voir dans ce phénomène l'expression de ceci, que l'animal en croissant augmente de volume suivant le cube des dimensions (d^3) ; ***s'il ne change pas de forme*** la surface extérieure (sensitive) et la surface intérieure (nourricière) ne croissent que suivant le carré des mêmes dimensions (d^2). Le rapport $\frac{d^3}{d^2}$ croît avec d. — D'où insuffisance rapide de la sensibilité et de la nutrition ; car les cellules sensibles et nourricières ont promptement atteint le maximum de leurs propriétés spéciales. Conclusion : l'être ne croît plus ou il change de forme ; il change de forme pré-

cisément de façon à accroître ses surfaces : sensitive, par le plissement nerveux et les neurotomes; nourricière, en donnant les diverses étapes du

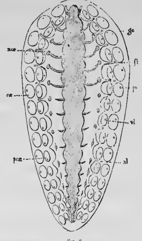


FIG. 8.
cœ, cœlome ; *pcœ*, paracœlome ; *mcœ*, métacœlome ; *pn*, pore du pronéphros ; *vl*, pore du vaisseau latéral ; *fb*, pore branchial : *gc*, ganglion crânien ; *nl*, nerf latéral.

cœlome qui du reste change rapidement de fonctions. Ces changements de fonctions et les modifications ultérieures sont facilement explicables quand on a le départ initial.

CONTINUITÉ ET DISCONTINUITÉ DANS L'ONTOGÉNIE

37. Le rappel ontogénétique d'une métamorphose chez les vertébrés (*Anatomischer Anzeiger*, 1897).

Le travail en question a été rédigé à l'occasion de plusieurs mémoires de Beard. Cet auteur proteste contre l'idée, trop généralement admise à son avis, que l'ontogénie d'un animal donné n'est que la succession des formes prises par un même organisme et pense au contraire que toute embryologie est l'histoire de la substitution d'un organisme à un autre organisme, si ce n'est même l'histoire de plusieurs substitutions d'organismes.

Tout en employant le mot d'organisme, Beard pose en somme une question connexe à celle d'individu, et introduit une confusion à mon avis fâcheuse entre les prétendues alternances de générations et les métamorphoses ou métabolies.

Il y a en somme à distinguer 3 catégories de phénomènes : l'ontogénie continue dont il ne faut pas nier l'existence par excessive réaction, l'ontogénie discontinue soit par métabolie, soit par généagenèse. Entre ces deux dernières séries le départ est facile à faire. Je réserve, avec M. van Tieghem, le nom d'individu à l'individu spécifique, c'est-à-dire à toute masse matérielle allant de l'œuf à l'œuf, agglomérée ou fragmentée, simple ou rameuse, dont les rameaux (bourgeons) sont semblables entre eux ou différenciés. Dans cette conception, l'alternance de générations est bien plus justement dénommée fragmentation de l'individu, en tant que cet individu est, au complet, l'unité morphologique dans l'espèce, et non plus l'unité physiologique capable d'être un substratum à des qualités vitales. L'individu est alors formé de divers fragments polymorphes dont l'un ou dont quelques-uns seulement sont capables de différencier des éléments sexuels. Le déterminisme de ces phénomènes paraît résider dans certaines circonstances communes à la vie parasitaire et à la vie fixée ou flottante, et desquelles résulte un surcroît de vitalité par suralimen-

tation ou par économie de dépenses. [Cœlentérés, tuniciers, nématodes, cestodes, etc....]

La métabolie d'autre part a un déterminisme presque inverse ; elle apparaît comme le résultat d'une moindre vie chez un organisme; elle est précédée de phénomènes de nécrobiose (Giard) et de phagocytose (Kowalewsky, Metschnikoff, etc.). C'est une demi-mort, avec régénération et réparation de tissus, et, dans des cas étudiés avec précision, le ralentissement de vitalité a pour symptôme, sinon pour cause prochaine, une asphyxie (Bataillon).

Dans l'ontogénie des vertébrés, on voit à un certain moment le pronéphros, originairement formé de nombreux entonnoirs, en relation avec le système sanguin par son glomus, constituer un appareil excréteur parfait. Puis il disparaît presque en entier pour être remplacé par le mésonéphros tout pareil à lui. C'est une dégénérescence suivie de réparation, et voilà bien deux caractères de métabolie. De plus, on peut encore reconnaître des motifs d'asphyxie simultanés avec la régression.

Ainsi que je l'ai montré, la fonction respiratoire, d'abord métamériquement répartie sur toute la longueur du tube digestif des vertébrés, s'est localisée sur les poches antérieures ou branchiales, ce qui entraîne un état de malaise asphyxique pour toute la région post-céphalique. La régression commence : les entonnoirs postérieurs du pronéphros s'évanouissent. Puis la soudure dorsale et ventrale des angiotomes rétablit, par la circulation générale, la respiration élémentaire : les tissus se restaurent, le mésonéphros apparaît à la place du pronéphros.

J'ai indiqué plusieurs autres métabolies troublant l'ontogénie à des moments divers. Tels sont les phénomènes de régression d'une larve en blastoderme et la disparition d'un archentéron qui se refait plus tard par un processus détourné. Ce trouble défini rend compte de toutes les difficultés éprouvées pour retrouver la gastrula et le cœlome métamérique aussi nets chez les œufs méroblastiques que chez les holoblastiques, éclaire d'un jour nouveau l'obscure question des cellules dites parablastiques chez les poissons, les phénomènes respiratoires connexes à l'extension du blastoderme chez les téléostéens, et la différenciation *in situ* d'un endoderme secondaire pour remplacer l'endoderme d'invagination disparu aussitôt qu'ébauché chez les amphibiens.

OSMOSE ET KARYOKINÈSE

41. Le rôle des phénomènes osmotiques dans la division cellulaire et les débuts de la mitose (*Anatomischer Anzeiger*, 1898).
45. Dynamique de la fécondation (*La Forme et la Vie*, p. 671).

Admettant comme normale pour le protoplasme de la cellule bien vivante la structure alvéolaire telle qu'elle résulte des observations et expériences de Bütschli, nous considérons le noyau comme l'agglomération des substances dont la tension superficielle est la plus forte. Il existe dans la cellule un deuxième centre dont l'importance est considérable, sinon la plus considérable de toutes. Nous l'appelons *centre d'osmose*, et ce nom nous semble préférable à ceux de sphère attractive ou sphère directrice, qu'on lui applique ordinairement.

L'expérience démontre que l'endosmose atteint le noyau quelque temps après le protoplasme, nous en concluons que pendant un temps le noyau peut être traité comme inerte par rapport aux phénomènes d'osmose. Nous interprétons avec plusieurs auteurs comme un étirement de vacuoles produits par l'osmose les figures appelées *asters*, qui se dessinent souvent autour des centres d'osmose. Des expériences de Bütschli prouvent que l'interprétation est correcte.

Ceci posé, pour beaucoup d'auteurs et notamment O. Hertwig, le centre d'osmose est à l'intérieur du noyau. Il n'en sort que dans le moment où la cellule va se diviser.

Il faut évidemment comprendre que toute cellule dont le centre d'osmose est situé dans le noyau possède un équilibre parfait, et que la première condition de la division est la situation ou le transport du centre d'osmose en dehors du noyau, à côté de lui. La cellule n'étant pas encore sortie de l'état quiescent, c'est qu'il y a équilibre entre les forces d'exosmose, d'endosmose et le frottement dû à la viscosité du liquide. Le centre d'osmose manifeste par son repos l'équilibre en question et par son mouvement la rupture de cet équilibre. ***Quelle peut être la nature du mouvement manifesté ? Toute la question de la mitose est là.***

Prenons d'abord le cas simple où la cellule a une forme sensiblement sphérique avec un noyau excentrique et un centre d'osmose sensiblement au centre de figure : toutes conditions réalisées par exemple dans un leucocyte, ainsi que l'a remarqué Heidenhain.

Si l'osmose vient à s'accroître dans un sens ou dans l'autre, l'équilibre qui existe dans tout ce système est rompu ; et chaque point est sollicité au mouvement. Considérons ce qui se produit dans un plan diamétral passant par le centre du noyau : les forces dirigées à l'intérieur des angles MOP, M'OP' (fig. 9) se font équilibre. Il n'en est pas de même de celles qui sont situées dans l'angle MOP', qui est l'angle de couverture nucléaire. Rien ne

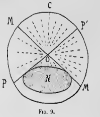


Fig. 9.

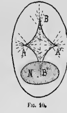


Fig. 10.

contre-balance leur action qui peut alors s'exprimer et modifier la longueur du rayon OC et de ses voisins.

La sphère cellulaire est sensiblement changée en un ellipsoïde, ou, dans le plan, le cercle en une ellipse. Dès que la forme elliptique s'accuse, les rayons orientés par l'osmose, *toujours normaux* à la surface, ne convergent plus en un point ; ils deviennent, comme cela est bien connu, tangents à la *développée de l'ellipse* avec ses 4 points de rebroussement AA'BB' (fig. 10).

Rappelons tout de suite que les auteurs récents signalent comme fréquentes dès le début de la mitose des figures quadripolaires.

Si dans un plan diamétral passant par le centre du noyau, les phénomènes s'accomplissent ainsi, à quoi correspondent-ils dans l'espace ? La cellule est assimilable à un ellipsoïde de révolution autour de l'axe OC ou BB' qui est la même ligne. Les normales à la surface de cet ellipsoïde, que tracent les lignes orientées par l'osmose, demeurent tangentes à la surface engendrée par la révolution de la développée (fig. 11).

Géométriquement parlant elles l'*enveloppent*, visuellement parlant elles la *dessinent*. Cette figure est une sorte de tonnelet à extrémités aiguës BB' et à cercle équatorial AA'. Si on la regarde avec un grossissement permettant de la voir tout entière dans la cellule, elle apparaît en effet comme un

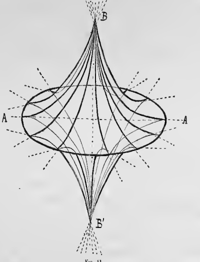


Fig. 11.
Fuseau achromatique représenté comme formé par la révolution de la développée d'une ellipse.

tonnelet. Si on la considère sur des coupes faites soit par un rasoir soit par le plan focal d'un fort objectif, il y a lieu de distinguer alors suivant l'orientation de ce plan. Ce qui est visible comme phénomène particulier est dû à l'orientation des normales, par suite le plan d'étude doit contenir celles-ci, il doit être un plan méridien. Donc, géométriquement, ou bien l'on ne voit rien (probabilité infinie) ou bien l'on voit 4 pôles situés comme dit Herwig aux 4 sommets d'un losange (probabilité faible). Il y a une probabilité intermédiaire de voir 2 pôles. Supposons un plan d'abord

méridien qui tourne autour de la ligne AA'; dès que la rotation commence, les points B et B' lui échappent et les pôles formés en A et en A' y sont visibles encore.

C'est pourquoi dans de nombreux cas on peut ne voir que deux asters dans la cellule, et cela surtout en étudiant sur des coupes ou avec de forts grossissements (fig. 12). Le passage de l'état initial aux suivants se fait d'une façon continue, en sorte que la substitution de l'état polaire à l'état centré a été interprétée d'abord comme une *division* de la sphère attractive. Nous voyons que le phénomène est à la fois plus complexe dans son effet et plus simple dans sa cause.

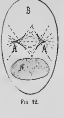


Fig. 12.

Après avoir indiqué le principe de notre interprétation, nous n'insistons pas sur la façon de l'étendre à une cellule non sphérique, mais dans laquelle l'existence d'un noyau inerte établit tout de même une direction axiale. Dans un plan passant par cet axe, un changement d'osmose amène dans la courbe contour de la cellule 2 maxima et 2 minima de courbure, condition nécessaire et suffisante pour qu'il apparaisse dans la développée 4 points de rebroussement. Tout ce que nous avons dit exactement de la sphère s'applique encore approximativement.

Notre principe permet aussi d'expliquer la façon dont le noyau finit par prendre part au phénomène, et révèle la signification de figures données par Rabl pour la transformation du réseau chromatique en anses.

Nous l'avons en outre étendu à l'explication des phénomènes dont l'œuf est le siège pendant la fécondation. Toutefois il convient d'observer que la cause invoquée ne sera plus l'osmose avec l'extérieur mais bien l'osmose entre le spermatozoïde et l'œuf.

Après l'entrée du spermatozoïde il y a lieu de distinguer deux catégories de manifestations : 1° les mouvements des noyaux spermatique et ovulaire, dits aussi pronucleus mâle et pronucleus femelle ; 2° l'apparition des asters.

Le pronucleus femelle, éloigné pour un temps de sa place pour l'émission des globules polaires, la regagne en raison de sa tension superficielle. De même le spermatozoïde, pour la plus grande partie de sa masse composé

de nucléine, tend, aussitôt entré dans l'œuf, à gagner une place en rapport avec sa tension superficielle, c'est-à-dire le centre de l'œuf. Ainsi le pronucleus mâle et le pronucleus femelle ne se rendent pas l'un vers l'autre, ils se rendent au même endroit. Arrivés là ils se fusionnent, à moins qu'ils ne l'aient déjà fait s'ils se sont par hasard rencontrés en chemin.

Dans ce déplacement équivalent, les deux pronucleus ne sont pas, vis-à-vis du protoplasme où ils plongent, dans les mêmes conditions. Le pronucleus femelle est en équilibre d'osmose avec le protoplasme où il a toujours existé. Le pronucleus mâle au contraire, venu du dehors, a, par tous les phénomènes de sa vie antérieure, une composition chimique qui diffère de celle du plasma ovulaire plus que le pronucleus femelle. Aussi voit-on le premier noyau donner lieu à des phénomènes que ne manifeste pas le second.

Peu après l'entrée du spermatozoïde, l'osmose s'établit entre la petite quantité de plasma qu'il apporte et le plasma ambiant, ce qui détermine un spermaster, dont les rayons convergent sur le spermatozoïde et ne sont pas normaux à la surface de l'œuf. Mais ceci n'est pas du tout, comme l'a cru Meves, une critique à ma théorie de la karyokinèse, car il s'agit d'un phénomène différent, d'une osmose *interne* au lieu d'une osmose *externe*.

Comme résultat de cette osmose le protoplasme spermatique se nourrit et grossit.

Les échanges se font d'abord de plasma à plasma et le noyau joue d'abord un rôle d'écran, en sorte que la petite sphère de plasma spermatique tend à grossir davantage dans la direction OC (fig. 13) et à se changer en un ellipsoïde. Mais le noyau spermatique, en se déplaçant dans le sens de la flèche, ne laissse pas à cette déformation le temps de se réaliser et l'aster au début ne modifie pas sa forme convergente.

Il en va de même jusqu'au moment où le noyau spermatique, arrivé au lieu convenable à sa tension superficielle, ne bouge plus, ou tout au moins se déplace moins vite que la sphère d'osmose ne se déforme. Celle-ci étant changée en un ellipsoïde par suite du rôle d'écran que joue le noyau d'un seul côté, les rayons de l'osmose ne sont plus convergents, mais deviennent dans chaque plan méridien tangents à une développée à 4 points de rebroussement (fig. 14). Dans l'espace tout est de révolution et il y a les mêmes raisons que précédemment de voir surtout les 2 points A et A'.

Ce n'est pas que les 4 points n'aient jamais été vus à la fois, mais on les a considérés comme pathologiques ou anormaux. Il faut peut-être y voir la raison réelle qui a conduit autrefois H. Fol à sa célèbre interprétation du quadrille des centres.

Les phénomènes peuvent d'ailleurs s'intriquer; dans bien des cas le

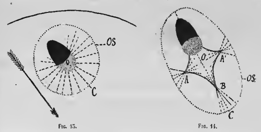


Fig. 13.   Fig. 14.

noyau mâle ne s'arrête pas avant d'avoir rejoint le noyau femelle et l'on voit tout à la fois l'arrêt du noyau mâle, la fusion des pronucleus et le dédoublement de l'aster. C'est le cas complexe, quoique fréquent. D'autres fois (œufs de néréis, d'après Wilson) le dédoublement du spermaster a lieu avant toute fusion des noyaux, et c'est ce cas qui est explicatif.

LA FORME ET LA VIE

22. Quelques remarques sur les lois de l'évolution (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 1892).
34. De l'anatomie comparée. Paris, Lahure, 1894.
43. La Forme et la vie. Essai de la méthode mécanique en zoologie. 1 vol. in-8°, 924 pages et 782 figures dans le texte. Paris, Schleicher frères, 1900.
44. Les théories atomiques en biologie (*Congrès international de philosophie*, 1900).

Je me suis attaché à montrer les méthodes de la zoologie à travers les résultats, et à séparer avec soin le phénomène de l'hypothèse, l'expérience des opérations mentales, le *donné* du *construit*. Si la science en effet commence par l'observation et l'expérience, elle ne s'achève que par la combinaison des données ; et, pour atteindre ce but, l'esprit incessamment fait des abstractions, simplifie, et en fin de compte coordonne uniquement ses propres concepts. J'ai voulu à propos d'une science particulière déterminer comment se fait l'abstraction, quelle en est la nature, quel en est le degré ; et cette recherche m'a montré que toutes les études zoologiques faites jusqu'à ce jour peuvent s'ordonner suivant la plus ou moins grande abstraction que l'on y consent.

Les unes, *statiques*, étudient les propriétés des vivants en elles-mêmes, sans avoir égard au temps, ou plutôt en considérant des phénomènes pour lesquels la marche du temps n'intervient que d'une façon faible, et sans avoir égard à la variation tenue pour accidentelle, discontinue et non sériable.

Les autres, *cinématiques*, étudient en fonction du temps la variation dans les propriétés des vivants, et la traitent comme un mouvement.

Les autres enfin, *dynamiques*, étudient aussi les variations en fonction du temps, mais en compliquant le problème par l'adjonction à ce concept général des réalités biologiques, chimiques et cosmiques, causes des variations.

La zoologie a donc été construite comme une *mécanique*, elle en diffère par les symboles écrits et parlés, elle est identique par la méthode et par

la nature des concepts qu'elle combine. Et si la théorie de l'évolution est fondée il n'en peut être autrement; car alors l'histoire des formes animales est bien celle d'un mouvement, c'est effectivement une mécanique.

Pour se limiter aux points tout à fait essentiels, la méthode de la statique consiste : 1° à isoler les vivants dans le cosmos, à les considérer comme des objets spéciaux ayant en eux un principe propre : le *principe vital*; 2° à ne pas tenir compte du temps; 3° à ne pas tenir compte de la variation, ce qui conduit au concept d'espèce. C'est en oubliant ses propres abstractions que la statique est parfois tombée dans la contradiction ou dans l'erreur, que notamment, en voulant s'occuper d'embryologie, elle a été conduite à la croyance à l'emboîtement des germes. Il résulte de là qu'elle est la moins objective et la plus limitée des méthodes.

En la suivant strictement toutefois, elle rend les plus grands services; elle est même la science élémentaire. Nous l'avons employée pour faire connaître l'organisation des embranchements et des classes. Puis, l'appliquant aux formes cellulaires de la même manière qu'aux formes animales, nous avons décrit les différentes espèces de cellules et de tissus, en mettant le tout, cela va de soi, au courant des acquisitions nouvelles.

Les théories générales qui se rangent d'elles-mêmes dans ce livre sont celles de Cuvier, d'Agassiz, certaines idées d'E. Geoffroy St-Hilaire relatives à l'existence d'un plan unique de composition et, parmi les théories cellulaires, la pangenèse de Darwin et les constructions *a priori* de Weismann sur les biophores et les déterminants.

La cinématique ne conserve plus comme abstraction que l'isolement des vivants dans le cosmos, elle continue à les traiter comme des objets spéciaux sans avoir égard aux actions du milieu sur eux; mais elle tient compte du temps et de la variation qu'elle s'applique à sérier.

Après avoir montré que les problèmes généraux de la cinématique biologique consistent à rechercher une relation entre la fréquence d'une qualité φ, sa grandeur γ, et le temps θ, c'est-à-dire à construire une surface

$$F(\varphi, \gamma, \theta) = 0,$$

je fais observer que jamais ils ne sont traités dans leur entier. Notamment en zoologie, on considère la fréquence comme égale à 1, c'est-à-dire

qu'on étudie chaque forme animale comme si elle n'avait qu'un représentant. On recherche autrement dit des courbes

$$F(\varphi, \gamma, \theta) = o$$
$$\varphi = 1.$$

Et la disposition rameuse qu'elles affectent a justement suggéré la métaphore d'arbres généalogiques.

Après avoir montré que la technique la plus largement utile pour les études cinématiques se trouve être l'embryologie, parce qu'il existe *en fait* une relation simple entre le temps embryologique et le temps paléontologique, nous exposons sous une forme entièrement nouvelle les faits essentiels de l'embryologie et de l'anatomie comparée. Les 550 pages qui y sont consacrées étant fort concises ne peuvent guère être résumées. Les principaux sujets traités sont les suivants : continuité dans la forme, développements embryonnaires et larvaires, processus morphogéniques par plissement et par métabolies, combinaisons de la métabolie et du plissement dans la gastrulation et dans l'apparition du mésoblaste, évolution du système nerveux et des organes sensoriels, la tête et la céphalisation, la division cellulaire, la phagocytose, etc....

Les théories générales analysées sous ce titre sont celles d'E. Geoffroy St-Hilaire, de Serres, de Fritz Müller, d'Hæckel, de Darwin et des évolutionnistes modernes, toutes celles en un mot qui font état de la manifeste continuité dans les phénomènes naturels pour appuyer l'hypothèse d'une évolution. A cette occasion nous avons fait la critique de la représentation du mouvement évolutif, et montré que l'hypothèse de l'évolution n'était que transformée dans son symbolisme par l'application de l'idée d'arbre généalogique aux courbes rameuses de continuité.

La dynamique, supprimant les dernières abstractions, n'isole plus les vivants dans le cosmos : elle les considère comme des objets matériels quelconques, soumis à toutes les lois physiques et chimiques; leurs propriétés ne sont pas des états particuliers de la matière, et les phénomènes dont ils sont le siège résultent de réactions chimiques, plus compliquées sans doute que les autres, mais de la même nature tout à fait. La seule abstraction que l'on soit obligé de consentir, actuellement tout au moins, est celle qui conduit à construire le concept de *matière vivante* conformé-

ment aux données de la physique et de la chimie, mais sans qu'on puisse utiliser assez rigoureusement ces données pour avoir autre chose qu'un concept.

La véritable méthode de recherche en dynamique est l'expérience, qui, par ses opérations mentales ou techniques, ne peut se distinguer d'une comparaison bi-sérielle à l'effet d'établir des rapports de causalité ou tout au moins de conditionnement.

Les différents sujets que, dans l'état actuel de nos connaissances, nous avons déjà pu traiter à ce point de vue sont les suivants : structure du protoplasme et phénomènes cellulaires, fécondation, usage, manque d'usage et adaptation, localisations de fonctions et différenciations régionales, parasitisme, immobilité et fixation, polymorphisme dans les cormus et dans les sociétés, dimorphisme sexuel et déterminisme de la sexualité, déterminisme des métabolies, signification des formes larvaires.

Les théories dynamiques que nous avons surtout analysées sont celles de Darwin, de Lamarck, d'Y. Delage. Au lieu de les opposer entre elles par ce qu'elles disent, nous avons préféré chercher ce qui manque à chacune pour être complètement dynamique, et nous avons reconnu que leur insuffisance résulte de ce qu'elles introduisent une abstraction qui n'aurait pas dû être faite.

Darwin, dans son explication par la sélection naturelle ou sexuelle, en vient à isoler les vivants dans le cosmos, malgré quelques phrases accessoires où il parle de l'action du milieu non vivant. Y. Delage, en attribuant tous les phénomènes à des causes actuelles, supprime la considération du temps et néglige les effets toujours durables des causes passées. Lamarck seul émet des idées que l'on peut restaurer en les adaptant à une technique plus moderne.

D'autre part, Darwin est obligé d'admettre comme données fondamentales chez les êtres vivants la variabilité et l'hérédité. Delage explique les variations comme des effets de causes actuelles, mais en retour nie l'hérédité. Lamarck explique aussi la variation mais retient l'hérédité comme une donnée. Il est par ce fait supérieur à Darwin en essayant d'éliminer un des deux concepts primordiaux, mais sa doctrine est inachevée tant que celui d'hérédité n'est pas réduit.

Nous avons, de notre côté, essayé de le réduire en établissant les propo-

sitions suivantes : les actions du milieu sont des forces constantes ; l'évolution normale est proportionnelle aux carrés des temps, les actions disparues laissent des impulsions ; les actions du milieu produisent toujours des effets finis, existence et définition d'un frottement.

L'hérédité résulte des impulsions laissées par les forces supprimées, si toutefois ces impulsions n'ont pas disparu dans un frottement. Il importe donc de considérer deux cas :

1° Suppression d'une force après qu'elle a produit l'adaptation complète à laquelle elle peut conduire. L'adaptation d'un être à son milieu est une condition telle que l'être ne varie plus sous l'influence du milieu : il est au frottement d'arrêt. La force supprimée ne laisse aucune impulsion. L'être, du reste, meurt ou subit une restauration métabolique, une métamorphose. Voilà l'exacte catégorie des cas où il n'y a pas d'hérédité et auxquels s'appliquent intégralement les idées d'Y. Delage sur les facteurs actuels.

2° Suppression d'une force avant adaptation complète. La force disparue laisse une impulsion qui se conserve éternellement. C'est là l'hérédité. Et, comme on le voit, il faut la chercher dans les phénomènes seulement qui ne portent pas traces de métabolies, ou tout au moins éliminer celles-ci quand elles sont légères. C'est justement à quoi tend l'effort de notre cinématique, qui essaie de trouver dans chaque catégorie de phénomènes morphogéniques importants (apparition du mésoblaste, de l'angioblaste, etc.) celui dans lequel est la métabolie minima afin d'en faire le type et comme le seul point à retenir pour établir les continuités héréditaires.

Telle est la façon dont nous pensons pouvoir accorder la notion d'hérédité avec celle du déterminisme actuel des phénomènes ontogéniques, limitant le champ de chacune, en théorie parce que les unes sont déterminées par des forces actuelles, les autres par des impulsions résultant de forces anciennes, en technique parce que les phénomènes se réalisent les uns par des métabolies, les autres par des plissements.

La loi des forces constantes sur laquelle repose toute cette interprétation présente du reste, contrairement à tant d'hypothèses invérifiables, un avantage précieux. Elle appelle l'expérience et implique en fin de compte le retour au témoignage des sens qui doit trancher en dernier ressort. Aussi cherchons-nous à l'heure actuelle à l'établir d'une façon expérimentale et pensons-nous pouvoir faire connaître bientôt nos premiers résultats dans cette voie.

MISSIONS SCIENTIFIQUES

ET

HISTOIRE DES SCIENCES BIOLOGIQUES

SUR LA PERSE MÉRIDIONALE

5. L'Arabistan et la montagne des Bakhtyaris (*Revue des Deux Mondes*, 1887).
6. Le littoral du golfe Persique et le Fars (*Revue des Deux Mondes*, 1887).
7. Les races humaines de la Perse (*Bullet. Soc. anthrop. de Lyon*, 1887).
33. La structure du sol et son influence sur la vie des habitants (*Annales de géographie*, 1894).
42. Article géologie de la Perse dans la *Grande Encyclopédie*, 1899.

Ces diverses travaux représentent un ensemble de documents sur la Perse méridionale, parmi lesquels nous allons résumer spécialement ceux qui ont trait à la géologie et à l'anthropologie de la contrée.

La Perse est formée de plusieurs régions distinctes : 1° Le haut plateau de l'Irak Hadjemi; 2° les plateaux étagés qui descendent du précédent; 3° la plaine de l'Arabistan qui va du pied de la montagne à la mer. J'ai donné une coupe géologique allant du golfe Persique aux hauts plateaux, sur laquelle on se rend compte de la nature et de l'épaisseur des sédiments.

La plaine de Susiane et de Chaldée, le plus ancien strate de la Perse méridionale, affleure en un triangle dont la base est en Chaldée et le sommet sur le golfe Persique aux environs de Bender Abbas. Cette couche supporte une sédimentation de 1600 mètres d'épaisseur, qui commence à la masquer à l'est d'une ligne passant par Suse, Ahwas, Ram Hormuz, Behahan, Daliki. Les marnes en question contiennent en abondance du bitume et du pétrole très impur et chargé de divers sulfures. Elles correspondent à celles de Bakou et sont par conséquent miocènes.

Entre Zeitoun et Bender Dilem, on peut apprécier l'épaisseur du dépôt qui n'est pas moindre de 350 à 400 mètres; il repose en ce point sur un banc de calcaire nummulitique.

Au-dessus des marnes de Susiane, et traduisant un important changement de régime, s'étale un fort banc de poudingue dont l'épaisseur est en moyenne de 50 mètres. De place en place s'intercalent des bancs de grès; par endroits domine le facies de poudingue (Dizfoul), en d'autres c'est le facies gréseux (Chouster); et plus au sud (Daliki) le tout est remplacé par une assise de véritable calcaire d'environ 25 mètres d'épaisseur.

Les cailloux du poudingue, repris par les fleuves actuels, montrent en quantité des fragments pétris de nummulites, ce qui prouve l'existence de ce calcaire en Perse et son dépôt antérieur à celui du poudingue. Nous avons dit déjà qu'il est antérieur à celui des marnes de Susiane.

Je considère cette assise comme fortement distincte de la précédente, mais comme liée à la suivante, qui répète dans les couches inférieures des strates gréseux identiques à ceux du poudingue. C'est le début du pliocène.

Le talus du plateau iranien s'élève par une série de crans, plateaux et kotals. Son assise inférieure consiste en un ensemble de couches marneuses de 3 à 10 mètres d'épaisseur alternant avec des bancs de grès de 0 m. 50 à 3 mètres : le tout atteignant un peu plus de 400 mètres. Dans leur partie supérieure, ces marnes ressentent déjà le régime de l'époque suivante où va se déposer une puissante formation gypseuse : des feuilles de gypse cristallisé en fer de lance, épaisses de quelques centimètres, s'intercalent, en effet, çà et là dans la marne.

Un énorme banc de gypse d'environ 400 mètres d'épaisseur recouvre la précédente couche de marne. C'est une formation très étendue qui se continue manifestement au-dessous du plateau iranien, et dans bien des régions de l'Irak, elle n'est pas située à une grande profondeur.

Comme au-dessous du gypse, des marnes se sont aussi déposées au-dessus; des feuillets gypseux intercalés çà et là indiquent les fugitifs retours du régime précédent. L'épaisseur de cette couche n'excède guère 50 mètres.

Sur tout cet ensemble de terres molles et ravinables s'appuie une épaisse formation pierreuse. C'est le calcaire compact, dont les bancs puissants s'étagent en de hautes et lourdes falaises, dirigées du N.-O. au S.-E., entre

lesquelles glissent des vallées ou s'étagent des plateaux. Le fond nivelé de ceux-ci est formé de tous les éboulis, de tous les débris du calcaire qui manque aujourd'hui entre deux falaises restées debout. Le grain de cette roche est fin et sa dureté permet une taille assez délicate. Exploité sur place, ce calcaire a été employé à bâtir les palais de Pasargarde et de Persépolis; descendu en blocs dans la plaine de Susiane, à 1200 mètres au-dessous de son niveau, il a servi à édifier les palais d'Artaxerxès. C'est sur le revers de ses falaises que sont sculptés les bas-reliefs de Behistoun, de Chapour et de Malamir; c'est dans ses flancs que sont creusés les caveaux et les tombes de Nakhch y Roustem et de Persépolis. On pourrait à juste titre l'appeler le calcaire des monuments.

Au-dessus de ce calcaire on peut, mais en des régions restreintes, rencontrer un nouveau dépôt de marnes. C'est le dernier témoin du passage des eaux sur ce qui est aujourd'hui la terre d'Iran.

En mettant à part le nivellement et le remaniement du sol des plateaux, les effets récents, quaternaires ou historiques, dus à l'élément liquide, sont peu importants. Ils consistent surtout en le dépôt, le long du littoral, d'un calcaire assez friable qui, à Bender Bouchyre, forme au long de la grève un talus de 1 mètre de hauteur. Il est, en ce point, pétri de coquilles en tout semblables à celles que l'on trouve aujourd'hui dans le golfe.

Le soulèvement qui a élevé l'Iran au-dessus de la mer n'a pas été uniforme; il s'est produit de façon plus ou moins énergique suivant des lignes N.-O., S.-E., et de façon par suite à exhausser un nombre plus ou moins grand de terrains. Les strates que nous venons de décrire font ensemble une altitude d'environ 1700 mètres. Quand on s'élève davantage, on retrouve les mêmes couches relevées plus haut. Dans les massifs de très grande altitude (4 à 5000 m.) comme le Kuh y Merweck, le Kuh y Gerrah, le Zerd y Kuh, on voit apparaître à la base, au-dessous des sédiments pliocènes et miocènes, le calcaire nummulitique, le crétacé et le jurassique jusqu'au trias.

Des éruptions récentes comme la granulite de Koroud ou les trachytes du Demavend sont les derniers indices de tous ces bouleversements.

Le plateau iranien lui-même est formé au N. et au N.-E. de Koroud par l'affleurement des marnes supragypseuses plus ou moins fortement mêlées de gypse. Vers l'E., elles constituent le grand désert salé qui, sur sa bor-

dure O., porte encore quelques points habités comme Koum et Kachan.

Au sud de Koroud, le plateau est au niveau du calcaire compact avec ses falaises, où les strates sont en place, qui bordent de longues plaines dont le sol est formé par un conglomérat où des fragments calcaires sont pris dans la marne supragypseuse. Ce conglomérat laisse filtrer toute l'eau de surface; aussi ne rencontre-t-on de ce côté que deux rivières, la Zaïende Roud et la Polvar, qui d'ailleurs finissent par s'épuiser, tandis que sur le versant du golfe Persique coulent de nombreux et puissants fleuves.

Les habitants des hauts plateaux recueillent au moyen de canaux souterrains (kanots), qui coulent au-dessous du conglomérat à la surface de la marne, l'eau qui s'amasse dans les poches des falaises calcaires. Ceci explique la faible densité de la population, et la petite quantité de villes ou de villages qui ont pu s'établir sur cet immense territoire.

Les régions que nous venons de décrire sont habitées par des races diverses, dont nous avons précisé la répartition sur une carte ethnographique. Par des mensurations effectuées non sans peine, nous avons distingué et localisé sur les hauts plateaux de l'Iran les populations turcomanes dont l'indice céphalique varie de 80 à 84, les Hadjemis dont l'indice céphalique oscille autour de 77 et qui résultent du mélange de la race précédente avec les peuples aryens. Ces derniers, Loris et Farsis, correspondant respectivement aux anciens Mèdes et Perses, ont un indice céphalique voisin de 72 et habitent les plateaux étagés qui descendent de l'Iran à la Susiane, les premiers vers le nord, les seconds plus au sud. Entre les deux sont venus se glisser les tribus bakhtyaris qui sont de pure race turcomane.

Enfin dans la plaine de Susiane, les tribus des Arabes nomades aussi bien que les populations urbaines de plusieurs cités, Dizfoul, Ram Hormuz, etc., présentent un mélange avec une race dont les caractères sont fort importants à déterminer. C'est une race noire de petite taille, dont le type existait encore à l'état de pureté à l'époque de Darius, comme en témoignent les bas-reliefs remontés au Musée du Louvre, et qui est aujourd'hui fondue avec plusieurs autres, non sans avoir laissé quelques indices de son apport.

Le type Susien, distingué par tous les artistes antiques sur les bas-reliefs ninivites ou sur les peintures égyptiennes, est encore distinct parmi les Persans modernes. Istakri le signalait avec évidence au xe siècle de notre

ère, et j'ai pu de mon côté le caractériser avec les ressources de la technique moderne, qui s'attache surtout à relever des caractères mesurables et significatifs.

LES IDÉES D'ÉVOLUTION DANS L'ANTIQUITÉ

35. Les théories de la genèse à Mycènes et le sens zoologique de certains symboles du culte d'Aphrodite (*Revue archéologique*, 1895).

38. Nouvelles recherches sur la flore et la faune des vases peints de l'époque mycénienne et sur la philosophie pré-ionienne (*Revue archeologique*, 1897).

45. La légende du Lépas Anatifera, la Vallisneria Spiralis et le Poulpe (*C. R. Ac. Sc.*, 1901).

Lorsque les idées de Darwin commencèrent à se répandre, beaucoup de lettrés firent remarquer que sa théorie n'était pas absolument nouvelle et que déjà Lucrèce avait, d'une façon fort nette, attribué la lutte pour la vie comme cause à une véritable sélection naturelle. Sans doute, la portée de cette constatation n'était pas très grande, parce qu'enfin Darwin avait à tout le moins renouvelé la question au point de vue technique et enserré dans ses idées un immense ensemble de faits nouveaux et bien observés.

Lamarck lui-même, et plus manifestement peut-être, a subi l'influence du poète latin, et tel des chapitres de sa Philosophie zoologique sur les conditions de la génération spontanée n'est presque qu'une traduction de Lucrèce.

Cependant on ne songeait pas à étendre cette investigation en dehors de Lucrèce ou d'Épicure son maître, dont peut-être il n'avait été que le brillant interprète. Les sages antiques auxquels on aurait pu songer n'ont laissé que de rares écrits, et leur doctrine ne nous est guère connue que par des schèmes transmis qui la déforment plus encore qu'ils ne la résument. Il est pourtant certain qu'Empédocle, que Thalès et les philosophes ioniens ses disciples furent des évolutionistes, croyant à la genèse aquatique, à la production spontanée des vivants dans les eaux.

A notre avis même, ces philosophes ont moins créé que systématisé et professé des idées répandues bien avant eux et retirées de phénomènes biologiques réels mais mal interprétés. Ce sont ces phénomènes que nous

avons voulu dégager et c'est la primitive théorie de l'Évolution que nous avons tenté de restaurer.

Les deux problèmes fondamentaux qui se sont posés dès la plus haute antiquité à propos des êtres vivants sont ceux de la génération et de la genèse : la génération, c'est-à-dire la production des vivants par les vivants, et la genèse, c'est-à-dire la sortie des vivants hors du cosmos inerte. Si le second des problèmes a perdu d'âge en âge son importance scientifique, il était à l'origine au tout premier plan.

L'idée de génération fut l'objet d'une généralisation d'allure très scientifique. Elle fut, en effet, de bonne heure étendue aux végétaux. L'homme acquit rapidement cette notion par l'étude alimentaire du dattier, du pistachier et de quelques arbres et l'étendit, d'une façon d'ailleurs inexacte, à tous les autres, appelant mâles ceux qui, par dioïcité véritable ou par accident, ne portaient pas de fruits, et femelles ceux qui portaient des fruits. J'ai montré que la *vallisneria spiralis*, dont la curieuse fécondation était certainement connue, fut la plus courante représentation de ces phénomènes généraux. Il est, en effet, impossible de déterminer autrement la plante aquatique, dioïque, figurée partout et dont les déformations se suivent avec évidence.

La genèse est considérée comme se réalisant au sein des eaux; et les peintres figurent les animaux que l'on croit explicatifs des transformations, l'oursin qui doit donner le hérisson terrestre, l'hippocampe qui se change en cheval et plusieurs autres. Ils figurent aussi l'organisation des oiseaux aux dépens de certains arbres aquatiques; et cette croyance perpétuée par tradition est devenue la légende de l'anatife et de l'oie bernache, qui, d'origine savante et religieuse, a fini par tomber dans le folk-lore.

ENSEIGNEMENT ET LABORATOIRES MARITIMES

19. La section des sciences naturelles à l'École normale supérieure (*Revue internationale de l'enseignement*, 1891).
28. Les laboratoires maritimes. Naples et Banyuls-sur-mer (*Revue des Deux Mondes*, 1893).

La création d'une section des sciences naturelles à l'École normale, réalisée sur les instances de M. Gaston Bonnier qui alors y était maître de conférences, fut la suite logique de la différenciation successive qui se poursuivait depuis près d'un siècle dans l'organisation des études. Au début il n'y avait qu'une promotion d'élèves; en 1826 les littéraires et les scientifiques se trouvèrent séparés par le concours d'entrée. Après une première tentative en 1830, les mathématiciens et les physiciens furent, à partir de 1840, dirigés vers deux agrégations distinctes. En 1852 on créa à l'École normale une section de sciences naturelles; mais elle ne persista pas, car elle ne conduisait à aucune agrégation propre; sa courte existence a cependant laissé des traces, car il en sortit des hommes comme MM. Fouqué, Sirodot, Fernet. Enfin en 1880 l'agrégation des sciences naturelles fut définitivement établie et une section spéciale organisée à l'École normale.

Les laboratoires maritimes, dont Lacaze-Duthiers fut en France le premier et le plus infatigable promoteur, ont depuis 25 ans pris un développement considérable, donnant aux travailleurs des facilités inconnues autrefois. Il nous a paru intéressant de comparer entre eux deux laboratoires méditerranéens, celui de Banyuls et celui de Naples fondé par le professeur Dohrn. Ce dernier établissement fonctionne à l'aide de subventions versées par divers gouvernements ou sociétés scientifiques. Son budget de la sorte est considérable et les résultats qu'il donne des plus importants : un des plus utiles à notre sens est le mélange incessamment réalisé des étudiants et des savants de tous les pays civilisés. La conclusion de cette étude est que la France, sans renoncer à ses laboratoires nationaux, devrait participer à cette œuvre internationale.

CRITIQUE SCIENTIFIQUE

39. Lamarck. Son œuvre et son esprit (*Revue encyclopédique*, 1897).
40. Collaboration à l'histoire des sciences (sciences naturelles) dans l'*Histoire générale* de Lavisse et Rambaud, 1897.

On répète assez volontiers que la critique scientifique n'existe pas et que les savants se bornent à répondre à un fait par un fait et à combattre une expérience par d'autres expériences. Cela est tout à fait exact, et ne peut être autrement, s'il s'agit de discussions entre contemporains; mais avec le recul du temps on peut juger autrement les savants anciens. Il est d'autant plus intéressant de le faire que la variété des esprits scientifiques n'est pas moindre que celle des esprits littéraires, et que la qualité d'esprit du savant n'est pas indifférente à la façon dont il interprète et combine les données objectives que l'observation lui fournit.

L'analyse du caractère de Lamarck, mise en regard de celle de son œuvre, nous montre, dans une discordance entre l'audace de la pensée et la timidité de l'action, la raison de l'insuccès initial de ses théories, dont il ne faut pas faire retomber toute la faute sur la frivolité d'ailleurs non manifeste de son milieu scientifique. L'opposition avec Cuvier, homme d'action éminent, préoccupé surtout du réalisable et du possible beaucoup plus que du nécessaire et du logique, est profondément instructive.

Il n'est pas une proposition fondamentale de leurs œuvres qui ne montre à l'avantage de Lamarck une supériorité en logique, en pénétration, en étendue de savoir; il n'est pas une de leurs actions : rédaction d'un livre, exposé d'une doctrine, conduite d'une discussion, qui ne consacre un triomphe momentané de Cuvier.

Mais la vigueur, la clarté, la profondeur des idées ne sont pas des forces vaines et, si même elles ne produisent pas tout leur effet du premier coup, elles résistent à l'action du temps et reprennent leur pouvoir à mesure qu'il s'écoule. Les idées de Lamarck sont aujourd'hui directrices de la pensée contemporaine, elles suggèrent d'innombrables travaux dans une voie nouvelle, bien éloignée d'être parcourue jusqu'au bout et desquels doivent naître des progrès impossibles à prévoir.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

DES

TRAVAUX PUBLIÉS PAR M. F. HOUSSAY

1 Note sur la structure de l'opercule chez les gastéropodes (*C. R. Ac. Sc.*, 1884).

2. Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des gastéropodes (Thèse de doctorat. *Arch. zool. expér. et génér.*, 1884).

3. Note sur le système artériel des scorpions (*C. R. Ac. Sc.*, 1886).

4. Sur la prétendue artère spinale des scorpions et sur l'organe glandulaire annexe (*C. R. Ac. Sc.*, 1887).

5. L'Arabistan et la montagne des Bakhtyaris (*Revue des Deux Mondes*, 1887).

6. Le littoral du golfe Persique et le Fars (*Revue des Deux Mondes*, 1887).

7. Les races humaines de la Perse (*Bullet. Soc. Anthrop. de Lyon*, 1887).

8. Les ressources économiques de la Perse (*Bullet. Soc. écon., polit. de Lyon*, 1888).

9. Corde dorsale et mésoblaste chez l'axolotl (en collaboration avec M. Bataillon) (*C. R. Ac. Sc.*, 1888).

10. Segmentation et sort du blastopore chez l'axolotl (en collaboration avec M. Bataillon) (*C. R. Ac. Sc.*, 1888).

11. Analyse critique d'un mémoire d'O. Schulze sur la corde dorsale et le mésoblaste, suivie d'un exposé original de la question (*Arch. de zool. expér. et génér.*, 1889).

12. Études d'embryologie sur l'axolotl (*C. R. Ac. Sc.*, 1889).

13. Les industries des animaux. 1 vol. in-12. Paris, J.-B. Baillière, 1889.

14. Sur la métamérie de la tête chez l'axolotl (*C. R. Soc. Biol.*, 1889).

15. Études d'embryologie sur les vertébrés :

I. Mécanique de la segmentation, gastrula, mésoblaste et corde dorsale.
II. Origine et développement du système nerveux périphérique.
III. Morphologie de la tête (*Arch. de zool. expér. et génér.*, 1890).

16. Ordre d'apparition des fentes branchiales chez l'axolotl. Fente branchiale auditive (*C. R. Soc. Biol.*, 1890).

17. Études d'embryologie sur les vertébrés :

IV. Les fentes branchiales auditive, hyo-mandibulaire, spiraculaire et les somites mésoblastiques qui leur correspondent chez l'axolotl (*Bullet. scient. de la France et de la Belgique*, 1891).

18. Signification métamérique des organes latéraux. Analyse et critique des travaux de Mitrophanow (*Arch. de zool. expér. et génér.*, 1891).

19. La section des sciences naturelles à l'École normale supérieure (*Revue internationale de l'enseignement*, 1891).

20. Liste des coquilles recueillies par M. F. Houssay dans le golfe Persique (P. Fischer, *Journal de Conchyliologie*, 1891).

21. La métamérie de l'endoderme et du système vasculaire primitif, dans la région post-branchiale du corps des vertébrés (*C. R. Ac. Sc.*, 1891).

22. Quelques remarques sur les lois de l'Évolution (*Bullet. scient. de la France et de la Belgique*, 1892).

23. Sur la théorie des feuillets et le parablaste (*C. R. Ac. Sc.*, 1892).

24. Sur la circulation embryonnaire dans la tête chez l'axolotl (*C. R. Ac. Sc.*, 1892).

25. A travers la Perse méridionale (avec M. Babin) (*Tour du Monde*, 1892).

26. La sociabilité et la morale chez les animaux (*Revue philosophique*, 1893).

27. Développement et morphologie du parablaste et de l'appareil circulatoire (*Arch. zool. expér. et génér.*, 1893).

28. Les laboratoires maritimes, Naples et Banyuls-sur-Mer (*Revue des Deux Mondes*, 1893).

29. Industries of animals. Édition anglaise revue et augmentée. London, Walter Scott, 1893.

50. A propos des éléments d'anatomie comparée de M. Rémy Perrier (*Bullet. scient. de la France et de la Belgique*, 1893).

51. Observations sur la fécondation du *Vincetoxicum officinale* par les insectes (en collaboration avec M. Giard) (*Bullet. Soc. entomol. de France*, 1893).

52. Quelques mots sur le développement du système circulatoire des vertébrés (*Anatomischer Anzeiger*, 1894).

53. La structure du sol et son influence sur la vie des habitants (*Annales de géographie*, 1894).

54. De l'anatomie comparée. Paris, Lahure, 1894.

55. Les théories de la genèse à Mycènes et le sens zoologique de certains symboles du culte d'Aphrodite (*Revue archéologique*, 1895).

56. Les débuts de la section des sciences naturelles (*Centenaire de l'École normale*. Paris, Hachette, 1895).

57. Le rappel ontogénétique d'une métamorphose chez les vertébrés (*Anatomischer Anzeiger*, 1897).

58. Nouvelles recherches sur la faune et la flore des vases peints de l'époque mycénienne et sur la philosophie pré-ionienne (*Revue archéologique*, 1897).

59. Lamarck, son œuvre et son esprit (*Revue encyclopédique*, 1897).

40. Collaboration à l'histoire des sciences (sciences naturelles) dans l'*Histoire générale de Lavisse et Rambaud*, 1897.

41. Le rôle des phénomènes osmotiques dans la division cellulaire et les débuts de la mitose (*Anatomischer Anzeiger*, 1898).

42. Article Géologie de la Perse dans la *Grande Encyclopédie*, 1899.

43. La forme et la vie. Essai de la méthode mécanique en zoologie. 1 vol. in-8°, 924 pages et 782 figures dans le texte Paris, Schleicher frères, 1900.

44. Les théories atomiques en biologie (*Congrès international de philosophie*, 1900).

45. La légende du *Lepas anatifera*, la *Vallisneria spiralis* et le Poulpe (*C. R. Ac. Sc.*, 1901).

46. Thiere als Arbeiter, édition allemande. 1 vol. in-12, 350 pages. Leipzig, Hermann Seemann, 1901.